АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

2

ФЕВРАЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 62 (1977) № 2

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *З. В. Гришина* и *Э. В. Коваленко*

Сдано в набор 9/XI 1976 г. Подписано к печати 21/I 1977 г. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Печ. л. 9$^{1}/_{2}$+4 вкл. ($^{1}/_{2}$ п. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.16. Тип. зак. 1672.
М-25766. Тираж 2737.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ТОМ 62 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1977, № 2

УДК 537.533.35 : 581.331 : 582.998

М. А. Плиско

УЛЬТРАСТРУКТУРА СИНЕРГИД У *CALENDULA OFFICINALIS* L. В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ИХ РАЗВИТИЯ (ДО ВХОЖДЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВОЙ ТРУБКИ В ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК)

M. A. PLISKO. THE ULTRASTRUCTURE OF SYNERGIDS IN *CALENDULA OFFICINALIS* L. DURING THE INITIAL PERIOD OF THEIR DEVELOPMENT (BEFORE THE POLLEN TUBE ENTERING THE EMBRYO SAC)

Исследуется ультраструктура синергид в начальный период их развития при разных состояниях зародышевого мешка: 1) в 7-клеточном 8-ядерном и 7-клеточном 7-ядерном (сразу же после слияния полярных ядер) зародышевых мешках; 2) в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению; 3) перед вхождением в зародышевый мешок пыльцевой трубки. В течение исследуемого периода обе синергиды обнаруживают ультраструктурные признаки, характерные для клеток с высокой метаболической активностью. В ходе развития они претерпевают значительные перестройки ультраструктуры, сопровождающиеся активным накоплением осмиофильных веществ во всех имеющихся органеллах (эндоплазматическом ретикулуме, диктиосомах, митохондриях, пластидах, ядре, вакуолях). Одновременно в эндоплазматическом ретикулуме происходит увеличение общей плотности энхилемы, секреция которой в экстрацитоплазматическое пространство обнаружена в одной из синергид незадолго до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. На основании ультраструктурных данных можно допустить присутствие в осмиофильных включениях нескольких веществ: белков, липидов, полисахаридов, а в энхилеме эндоплазматического ретикулума — только белков. Высказывается предположение, что белоксодержащее вещество энхилемы является хемотропно-активным и направляет рост пыльцевой трубки.

Синергиды, описанные впервые 120 лет назад Шахтом (Schacht, 1856, цит. по: Habermann, 1906), были объектом многочисленных исследований под световым микроскопом, а начиная с 1964 г. — и под электронным микроскопом (Pluijm, 1964). К настоящему времени описана ультраструктура синергид в начальный период их развития до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок у следующих растений: *Torenia* (Pluijm, 1964); *Crepis* (Godineau, 1966, 1969, 1971; Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973); *Picris*, *Cichorium* (Godineau, 1969); *Calendula* (Godineau, 1969; Плиско, 1971); *Lilium* (Mikulska, Rodkiewicz, 1967; Rodkiewicz, Mikulska, 1967); *Linum* (Vazart J., 1969, 1971; Vazart B., J. Vazart, 1965, 1966; Deschamps, 1973); *Gossypium* (Jensen, 1965a); *Zea* (Diboll, Larson, 1966; Dibol, 1968); *Capsella* (Schulz, Jensen, 1968); *Epidendrum* (Cocucci, Jensen, 1969); *Petunia* (Went, Linskens, 1967; Went, 1970); *Aquilegia vulgaris* (Rifot, 1970; Fougère-Rifot, 1975); *A. formosa* (Vijayaraghavan et al., 1972); *Quercus* (Mogensen, 1972); *Helianthus* (Newcomb, 1973); *Medicago* (Johnson et al., 1975); *Oenothera* (Jalouzot, 1975). Применение метода электронной микроскопии позволило выяснить многие важные особенности тонкого строения синергид и более обоснованно судить об их функциональном значении. Однако данные, полученные на все еще довольно ограниченном и разнородном материале, не позволяют составить обобщенной характеристики ультраструктуры синергид как специализированных элементов зародышевого мешка. Необходимы дальнейшие исследования этих клеток в развитии с учетом типа строения семезачатка.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1977 г.

Объектом для данного исследования послужили семезачатки ноготков *Calendula officinalis* L. (*Compositae*), для которых характерен тенуинуцеллятный тип строения. Синергиды *Calendula* характеризуются длительным периодом жизнедеятельности. Одна из них не разрушается на ранней стадии развития зародыша, образуя так называемый синергидный гаусторий (Dahlgren, 1920, 1924; Schürhoff, 1926; Видаяти, Поддубная-Арнольди, 1971). Однако до сих пор у этого растения электронномикроскопическому исследованию подверглись синергиды только на небольшом отрезке времени своего существования в начальный период их развития (Godineau, 1969; Плиско, 1971). Дальнейшее исследование, проведенное нами, показало, что в синергидах ноготков в процессе развития наблюдаются многократные существенные перестройки ультраструктуры. Описание этих изменений и их функциональную интерпретацию предполагается представить в двух статьях. Настоящая статья посвящена описанию начального периода развития синергид при следующих состояниях зародышевого мешка: 1) 7-клеточного 8-ядерного и 7-клеточного 7-ядерного (сразу же после слияния полярных ядер), 2) в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению, 3) перед вхождением в него пыльцевой трубки. В следующей статье предполагается дать описание ультраструктуры синергид после оплодотворения, а также дальнейшего превращения одной из синергид в гаусторий.

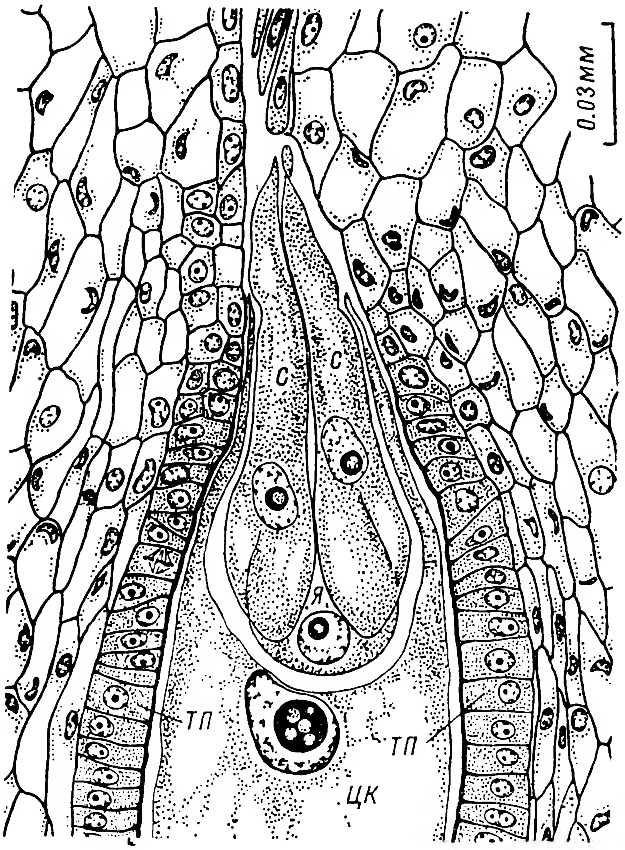
МЕТОДИКА

Для светооптического исследования материал фиксировали по Навашину, заключали в парафин и окрашивали гематоксилином по Гейденгайну (с подкраской лихтгрюном и эозином). Для электронномикроскопического исследования фиксацию и заливку материала проводили следующими способами: 1) 2%-м раствором четырехокиси осмия по Колфилду (6 час.), заливка в метакрилат; 2) 3%-м раствором глутаральдегида (8 час. и 13 час.) с дофиксацией 2%-м раствором осмия (13 час.), заливка в эпон; 3) 6%-м раствором глутаральдегида (8 час.) с дофиксацией 2%-м раствором осмия (13 час.), заливка в эпон, аралдит и смесь Молленхауэра; 4) 2%-м раствором перманганата калия, без буфера, (6 час.), заливка в смесь Молленхауэра. Фиксацию проводили на холоду. Материал, фиксированный 2%-м раствором осмия и 3—6%-ми растворами глутаральдегида, при обезвоживании выдерживали ночь в насыщенном растворе уранилацетата в 70%-м спирте. Ультраструктуру синергид до слияния полярных ядер, а также сразу же после их слияния изучали после всех вышеперечисленных фиксаций, а ультраструктуру синергид в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению и перед вхождением в него пыльцевой трубки — только после фиксации 3—6%-ми растворами глутаральдегида. Ультратонкие срезы приготовляли с помощью микротома Рейхерт и контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводили с помощью электронных микроскопов Tesla БС-242 и JEM-7A.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Светооптические наблюдения

Микропилярная часть 7-клеточного 8-ядерного (до слияния полярных ядер) зародышевого мешка включает яйцеклетку, синергиды и наиболее активную, содержащую два полярных ядра часть центральной клетки. Синергиды сильно вытянуты в длину (до 85 мкм) и несколько сужены в базальной, выступающей в микропиле части. Они обнаруживают четкую микропилярно-халазальную полярность. Эта полярность выражается в том, что ядро занимает центральную часть клетки, несколько смещаясь к микропилярному району, а крупные вакуоли находятся в противоположной от микропиле апикальной части клетки. Микропилярная половина синергиды содержит густую цитоплазму с еле заметными мелкими продольными вакуолями. Нитчатый аппарат в синергидах ноготков не обнаружен.



Микропилярная часть зародышевого мешка после слияния полярных ядер. Увел. 700.
с — синергида, *тп* — тапетум, *цк* — центральная клетка, *я* — яйцеклетка.

В процессе онтогенеза синергиды растут вместе с зародышевым мешком и после слияния полярных ядер и образования центрального ядра достигают в длину 130 мкм. Они еще больше суживаются в базальной части и несколько расширяются в апикальной (см. рисунок). Узкие базальные концы еще сильнее выступают в микропиле. На границе с центральной клеткой в синергидах появляется выемка. Явных изменений в строении и размере синергид до конца исследуемого периода, т. е. до вхождения пыльцевой трубки в одну из синергид, не наблюдается, лишь несколько повышается плотность цитоплазмы.

Электронномикроскопические наблюдения

1. Синергиды в 7-клеточном 8-ядерном зародышевом мешке (до слияния полярных ядер) и в 7-клеточном 7-ядерном зародышевом мешке (сразу после слияния полярных ядер)

Характерно неравномерное развитие клеточной оболочки. На границе с клетками интегументальной паренхимы в области микропиле (там, где обычно развивается нитчатый аппарат у других растений) оболочка сплошная и неравномерно утолщенная (имеет сильно волнистый контур). От оболочек микропилярных паренхимных клеток она отделена узким электронноплотным слоем, напоминающим кутикулу. Типичный нитчатый аппарат не обнаружен, но в микропилярной части синергид некоторых семезачатков встречаются короткие и редкие протуберанцы оболочки. На границе между синергидами оболочка имеет более или менее равномерную и небольшую толщину, она представляет собой сформировавшуюся клеточную пластинку и пронизана многочисленными плазмодесмами. Позднее на клеточную пластинку неравномерно и хаотично откладываются вещества первичной оболочки, и тогда плазмодесмы не всегда выявляются отчетливо. Эти наблюдения опровергают мнение Годино (Godineau, 1969) об отсутствии плазмодесм между синергидами у *Calendula officinalis*. По-видимому, наблюдения этого автора касались более поздних стадий развития синергид. Плазмодесмы между сестринскими синергидами были обнаружены также у *Gossypium* (Jensen, 1965a), у *Zea* (Diboll, Larson, 1966), у *Capsella* (Schulz, Jensen, 1968), у *Helianthus* (Newcomb, 1973) и у *Aquilegia* (Rifot, 1971). В средней и апикальной частях синергид (на границе с яйцеклеткой и центральной клеткой) клеточная пластинка не образуется, но формируется несплошная первичная оболочка. Эта оболочка откладывается фрагментарно и выглядит четковидной — участки, содержащие редкие фибриллы оболочки между разошедшимися плазмалеммами, чередуются с участками параллельно и близко располагающихся плазмалемм (табл. I, вклейка). В образовавшихся кармашках оболочки, кроме фибрилл, располагаются мембранные элементы в виде пузырьков и трубочек, как и у *Gossypium* (Jensen, 1965a), *Crepis*, *Picris*, *Cichorium* (Godineau, 1966, 1969), *Helianthus* (Newcomb, 1973) и *Oenothera* (Jalouzot, 1975). Несколько вакуолей разного размера выявляются по всему срезу синергиды за исключением базальных концов. Как крупные, так и мелкие вакуоли содержат включения в виде трубок, миелиноподобных образований (табл. I) и осмиофильных хлопьев.

При фиксации осмием и перманганатом калия гиалоплазма в синергидах выглядит прозрачной, а после фиксации глутаральдегидом она довольно плотная. Свободных рибосом много, хорошо различимые полисомы выявляет только последняя фиксация.

Среди органелл преобладает эндоплазматический ретикулум, занимающий основную площадь среза клетки. Цистерны эндоплазматического ретикулума вытянуты по длинной оси синергиды. После осмиевой фиксации эндоплазматический ретикулум представлен в виде прозрачных, лишенных рибосом пузырьков различного размера, а после перманганатной фиксации — в виде системы анастомозирующих трубочек. Ранее это дало основание интерпретировать эндоплазматический ретикулум синергид как агранулярный (Плиско, 1971). Дальнейшее исследование с применением более мягкого глутаральдегидного фиксатора внесло коррективы в определение типа эндоплазматического ретикулума — его следует считать скорее гранулярным, имеющим две переходящие одна в другую формы. Первая форма эндоплазматического ретикулума представлена контрастными, не всегда строго параллельными мембранами с многочисленными рибосомами. Мембраны иногда значительно расходятся, и тогда образуются мешковидные гранулярные профили (табл. I; табл. II, *В*, вклейка). Вторая форма ретикулума представлена на фотографиях извилистыми, не обнаруживающими высокого контраста и похожими на трубочки профилями (цистернами?), несущими редкие рибосомы (табл. II, *А*). В расположении этих типов ретикулума в клетке наблюдается микропилярно-халазальная полярность. В микропилярной части синергид преобладают извилистые профили эндоплазматического ретикулума, а также короткие гранулярные цистерны (табл. II, *А*, *Б*), количество которых увеличивается по направлению к средней части синергиды. На уровне ядра и особенно в халазальной части клетки извилистые профили ретикулума встречаются редко, и он представлен мешковидными расширениями и участками эргастоплазмы, образованными 5—11 параллельными цистернами (табл. I; табл. II, *В*). Энхилема эндоплазматического ретикулума содержит тонкофибриллярное вещество и имеет такую же плотность, как и гиалоплазма.

Другим многочисленным компонентом цитоплазмы является аппарат Гольджи. Отмечается полярность в его расположении в синергиде: более многочисленные и более активные диктиосомы располагаются в микропилярной трети клеток (диктиосомы здесь собраны группами), однако базальные концы их (до выемок) совсем лишены диктиосом. В микропилярной части клеток диктиосомы образованы 6—7 цистернами, в средней и в халазальной частях — 4—5. Иногда цистерны выглядят сильно изогнутыми и концентрически скручиваются. Длина прямых цистерн достигает 1 мкм. Аппарат Гольджи находится в активном состоянии — диктиосомы продуцируют много пузырьков. Одни из них — мелкие, одинакового размера, располагаются как около диктиосом, так и на значительном расстоянии от них. Эти пузырьки имеют обычно содержимое средней электронной плотности (*пг1* в табл. II, *Б*). Другие пузырьки, крупные и мелкие, располагаются только рядом с цистернами, содержимое их обычно электроннопрозрачное (*пг2* в табл. II, *Б*).

Многочисленны также и митохондрии, они распределены по всему сечению клетки, но в основном — в среднем районе. Способ фиксации, влияние которого было показано выше для эндоплазматического ретикулума, отражается также и на морфологии митохондрий. После фиксации осмием они имеют неправильную, иногда ветвистую с перетяжками форму и волнистый контур. После фиксации перманганатом калия форма митохондрий эллипсоидальная, контур не всегда правильный. При двойной фиксации глутаральдегидом-осмием наряду с овальными митохондриями (меньший диаметр равен 0.5 мкм) встречаются удлиненные, очень редко в них обнаруживаются перетяжки. Кристы многочисленны, короткие (после фиксации перманганатом калия — узкие, при других способах фиксации — расширенные); умеренной электронной плотности матрикс содержит многочисленные рибосомы, интрамитохондриальные гранулы выявляются только после двойной фиксации (табл. II, *В*). Очень редко в синергидах встречаются гигантские митохондрии округлой формы, достигающие 2.5 мкм в диаметре. Кристы в таких митохондриях в основном сосредоточены по периферии органеллы, середина занята рибосомами.

Пластиды в клетке представлены лейкопластами, иногда содержащими крахмал. Пластиды, так же как митохондрии, сосредоточены в средней части синергиды, но количество их значительно меньше. После фиксации перманганатом форма органелл округлая и удлиненная, строма электроннопрозрачная. После фиксации глутаральдегидом-осмием и одним осмием форма палочковидная, иногда чашевидная, некоторые лейкопласты имеют перетяжки (табл. II, *В*). Строма выглядит значительно плотнее, чем у митохондрий, но также содержит рибосомы. Пространство, изолированное чашевидной пластидой, совершенно прозрачно (табл. II, *В*). Кроме рибосом, строма содержит многочисленные извилистые без определенной ориентации трубки, а также гранулярные скопления вещества, похожего на фитоферритин, описанные для пластид других растительных клеток (Perrin, 1970).

Для синергид в этот самый ранний период развития также характерно наличие немногочисленных липидных капель, которые после осмиевой фиксации имеют вид плотных образований звездчатой формы, после фиксации перманганатом калия — прозрачных образований округлой формы с широкой темной каймой, а после двойной фиксации глутаральдегидом-осмием — сферических гомогенных электронноплотных капель (Плиско, 1971). Ни при одной фиксации явная ограничивающая их мембрана не выявляется. Иногда в протопласте клетки встречаются микротрубочки, а также микрофиламенты без видимой закономерности в распределении и ориентации.

Ядро сильно вытянуто вдоль клетки и имеет неправильную лопастную форму. Лопасти ядра могут быть сильно удлиненными. В случае, когда они располагаются параллельно ядру, они отграничивают значительные участки протопласта, содержащие цистерны эндоплазматического ретикулума, митохондрии и лейкопласты (табл. II, *В*). Нуклеоплазма выглядит прозрачной, значительно светлее гиалоплазмы, хроматин диффузный. Ядрышко крупное, темное, с очень мелкими светлыми вакуолеподобными участками. Перинуклеарное пространство оказывается в отдельных местах расширенным, наружная ядерная мембрана несет редкие рибосомы.

В период развития зародышевого мешка от стадии 7-клеточного 8-ядерного и до стадии 7-клеточного 7-ядерного (сразу же после слияния полярных ядер) качественных перестроек ультраструктуры синергид не происходит, наблюдается только значительное увеличение числа всех органелл.

2. Синергиды в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению

В ходе дальнейшего развития зародышевого мешка происходят значительные синхронные изменения ультраструктуры обеих синергид. Эти изменения, возможно, начинаются задолго до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок, но поскольку темпоральная фиксация в ходе данного исследования не проводилась, оказалось невозможным связать их с положением пыльцевой трубки в генеративной сфере. Изменения затрагивают обе синергиды и заключаются в некотором увеличении электронной плотности содержимого клетки в целом, т. е. постепенно увеличивается плотность гиалоплазмы и нуклеоплазмы (количество рибосом не изменяется, только теперь они представлены монорибосомами — табл. III, *Б*, вклейка). Что касается органелл, то сильные изменения происходят в первую очередь в строении эндоплазматического ретикулума (в результате этих изменений общее количество его элементов уменьшается). Извилистые профили, несущие редкие рибосомы, больше не выявляются, а другая форма ретикулума выглядит совсем иначе за исключением мешковидных гранулярных профилей, которые по-прежнему сохраняются, причем образующие их мембраны еще сильнее расходятся (табл. III, *В*). Теперь наряду с такими мешковидными профилями ретикулум представлен либо гранулярными пузырьками правильной округлой формы (табл. III, *В*, *Г*), либо структурой, которая на электронных фотографиях имеет вид гранулярной сети, причем участки цистерн этой сети со строго параллельным расположением обеих мембран чередуются с участками, имеющими значительные расширения (табл. III, *А*, *Б*). Очень похожая гранулярная эндоплазматическая сеть была обнаружена в антиподальных клетках *Aquilegia vulgaris* (Rifot, 1970) и в секреторных трихомах *Pharbitis* (Unzelman, Healey, 1974). Плотность энхилемы эндоплазматического ретикулума несколько повышается — количество фибрилл увеличивается. В энхилеме начинает появляться осмиофильное вещество обычно в виде неправильной формы включений (табл. III, *Б*, *В*), сначала в некоторых, а затем в большей части цистерн. Эти включения не занимают всего внутрицистерноидного пространства ретикулума. Происходит заметное увеличение числа прикрепленных рибосом и изменение их расположения на мембранах. Рибосомы на срезе цистерны располагаются очень упорядоченно, с небольшими и одинаковыми интервалами. Если на более ранней стадии развития синергид было невозможно определить характер их распределения на цистернах, то теперь можно говорить о явном гексагональном распределении монорибосом на мембранах (табл. III, *Б*). По мере накопления осмиофильного вещества профили эндоплазматического ретикулума постепенно теряют прикрепленные рибосомы.

Крупные вакуоли, обнаруженные на более ранней стадии развития синергид, больше не выявляются, а в мелких вакуолях происходит, как и в эндоплазматическом ретикулуме, накопление осмиофильного вещества (табл. III, *Г*). Очень часто такие мелкие вакуоли, гранулярные пузырьки — производные эндоплазматического ретикулума и митохондрии — оказываются в таком тесном контакте друг с другом, что создается впечатление их слияния, и, видимо, в этом случае можно говорить об образовании автолитических вакуолей (табл. III, *Г*).

Накопление осмиофильного вещества можно наблюдать также в межмембранном пространстве оболочек митохондрий, пластид и в перинуклеарном пространстве ядра. В митохондриях (табл. III, *Г*) этот процесс сопровождается уменьшением количества крист и понижением их контрастности, увеличением числа и размера интрамитохондриальных гранул; плотность матрикса не изменяется. Пластиды представлены только амилопластами, которые чаще имеют правильную форму (чашевидные инвагинации выявляются очень редко). Число крахмальных зерен и их размер заметно увеличиваются, плотность стромы не изменяется, сохраняются гранулярные скопления вещества, похожего на фитоферритин, но исчезают рибосомы. Ядро теряет лопастную форму.

Значительные изменения наблюдаются в строении диктиосом. Цистерны чаще концентрически скручиваются, часть их замыкается с образованием многослойного кольца, которое отграничивает электроннопрозрачный, обычно лишенный рибосом участок гиалоплазмы. Отдельные цистерны по краям вздуваются. Образовавшиеся расширения либо электроннопрозрачные, либо содержат осмиофильное вещество (табл. III, *В*), похожее на то, которое было описано для эндоплазматического ретикулума, митохондрий, пластид, вакуолей и ядерной оболочки. Численность диктиосом в клетке несколько уменьшается, но активность их не изменяется.

Осмиофильное вещество также иногда встречается в гиалоплазме вдоль плазмалеммы, но значительно чаще здесь можно видеть цистерны эндоплазматического ретикулума, которые обычно не содержат осмиофильных включений. Такие цистерны выстраиваются вдоль плазмалеммы, причем со стороны последней они теряют рибосомы (табл. III, *В*).

Липидные капли по-прежнему выявляются в клетке, не изменяется ни их число, ни размеры. Но поскольку осмиофильное вещество, накапливаемое мелкими вакуолями, имеет такую же электронную плотность, что и липидные капли (материал в этот период развития фиксировался только глутаральдегидом-осмием), без дополнительной обработки не всегда удается с уверенностью отличить одни от других (табл. III, *В*).

Оболочки между синергидами, а также между синергидами и окружающими их клетками (яйцеклеткой и центральной клеткой) приобретают одинаковое строение. Между сестринскими синергидами плазмодесмы больше не выявляются, четковидная первичная оболочка в средней и апикальной частях синергид не обнаруживается. В оболочке выявляются редкие короткие фибриллы, расположенные без особого порядка между двумя не всегда равномерно расходящимися плазмалеммами (табл. III, *В*). В этом межмембранном пространстве, так же как и раньше, встречаются мембранные элементы — пузырьки и трубочки, последние иногда очень длинные. Со стороны синергид, в зоне раздела протопласта и оболочки также встречаются многочисленные и захватывающие значительные участки ломасомы (табл. III, *В*).

3. Синергиды перед вхождением пыльцевой трубки в зародышевый мешок

Следы пыльцевой трубки не были обнаружены ни в зародышевом мешке, ни в расположенных рядом нуцеллярных клетках. Следует отметить, что плотность гиалоплазмы, нуклеоплазмы и внутрицистерноидного пространства эндоплазматического ретикулума (фибриллы в энхилеме больше не выявляются, и она становится гомогенной) в обеих синергидах продолжает возрастать. Увеличивается также количество свободных рибосом. Изменяется контур обеих синергид, он становится сильно изломанным. Строение окружающих синергиды оболочек не изменяется.

Начинают выявляться различия в ультраструктуре между синергидами. В одной из них (табл. IV, *А*, вклейка) наблюдается дальнейшая перестройка ультраструктуры цитоплазмы. Эндоплазматический ретикулум совершенно теряет цистерноидную форму и весь распадается на неправильной формы профили. Теперь весь эндоплазматический ретикулум содержит осмиофильные включения, хотя по-прежнему они не занимают всей его полости. Количество прикрепленных к мембранам рибосом уменьшается. Митохондрии также по-прежнему содержат осмиофильное вещество в своей оболочке, его количество заметно увеличивается. Кристы становятся почти неразличимыми, матрикс в большинстве случаев просветляется, а в отдельных митохондриях, наоборот, уплотняется. Часть митохондрий приобретает неправильную форму. Размер их возрастает до 1.2 мкм (меньший диаметр). В амилопластах увеличивается количество крахмала и содержание осмиофильного вещества в оболочке. Гранулярные скопления вещества, похожего на фитоферритин, сохраняются. В ядре осмиофильное вещество распространяется из оболочки в нуклеоплазму. Диктиосомы почти не встречаются. Осмиофильные включения, а также профили эндоплазматического ретикулума еще сильнее тяготеют к плазмалемме, которая выявляется очень плохо и фрагментарно. При этом цистерны чаще приурочены к тем участкам плазмалеммы, где наблюдаются ломасомы. Граничащие мембраны — плазмалемма и мембрана цистерны эндоплазматического ретикулума — становятся незаметными, и содержимое цистерны, плотная гомогенная энхилема, оказывается вне протопласта. На плазмалемме центральной клетки происходит особенно заметное накопление такого плотного вещества. Осмиофильные включения в отличие от плотного вещества энхилемы вне протопласта синергиды не наблюдаются (табл. IV, *А*).

Другая синергида (табл. IV, *Б*) выглядит иначе. Только ретикулярные профили продолжают накапливать осмиофильное вещество. Для мембран эндоплазматического ретикулума и амилопластов характерно явление негативного контраста. Большую часть среза клетки занимают очень плотные образования округлой формы (0.6 мкм в диаметре), лишенные оболочки и содержащие редкие рибосомы, и похожие на кристы слабоконтрастные мембраны. Можно предположить, что это сильно измененные митохондрии (до уточнения их природы для обозначения следует рядом ставить знак ?). Осмиофильное вещество в оболочке этих органелл, так же как и в амилопластах, обычно не выявляется. В этой синергиде обнаружены своеобразные структуры. Закономерности в их распределении не обнаружены. Они имеют вид кольца (табл. IV, *Б*, стрелки), как снаружи, так и внутри которого наблюдаются рибосомы; их наружный диаметр (с учетом рибосом) равен 0.26, внутренний — 0.14 мкм. Пространство, ограниченное кольцом, имеет такую же плотность, как и гиалоплазма, и содержит рибосомоподобные частицы. Видимо, это модифицированные элементы эндоплазматического ретикулума, образовавшиеся путем сворачивания и последующего слияния по краям мембран цистерны ретикулума. Плазмалемма в этой синергиде в отличие от другой видна отчетливо. Осмиофильные включения и профили эндоплазматического ретикулума очень редко располагаются вдоль плазмалеммы, ломасомы больше не встречаются. В оболочке, отделяющей синергиду от центральной клетки, на плазмалемме последней отложение плотного вещества не наблюдается.

ОБСУЖДЕНИЕ

Синергиды *Calendula* в начальный период их развития (от 7-клеточного 8-ядерного до готового к оплодотворению зародышевого мешка) обнаруживают все ультраструктурные признаки, характерные для клеток с высокой метаболической активностью: сильно развита внутриклеточная мембранная система — эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии и пластиды. Сохраняя активное состояние в ходе развития, синергиды претерпевают значительные перестройки ультраструктуры. Так, в начале исследуемого периода эндоплазматический ретикулум имеет две переходящие одна в другую формы: цистерны (мешковидные и узкие параллельные профили) с большим количеством прикрепленных рибосом и извилистые элементы (профили которых похожи на трубочки), несущие редкие рибосомы. Энхилема содержит тонкогранулярное вещество и имеет такую же плотность, как и гиалоплазма. До появления первых признаков качественной перестройки эндоплазматического ретикулума наблюдается значительное увеличение его общего количества.

Качественные перестройки эндоплазматического ретикулума заключаются в том, что извилистые трубчатые элементы исчезают и ретикулум оказывается представленным либо мешковидными профилями, либо пузырьками округлой формы, либо на фотографиях имеет вид сети. В цистернах эндоплазматического ретикулума начинается накопление осмиофильного вещества. Количество прикрепленных рибосом увеличивается. Становится отчетливо видно, что они представляют собой монорибосомы с гексагональным распределением на мембранах. Перед самым оплодотворением эндоплазматический ретикулум представлен только мешковидными цистернами, которые почти все содержат осмиофильные включения. Также происходит уплотнение энхилемы, которая становится гомогенной.

Значительные изменения в ходе развития синергид наблюдаются также в строении аппарата Гольджи. До появления первых качественных изменений наблюдается значительное увеличение количества диктиосом, содержащих много пузырьков Гольджи. Наступающая в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению качественная перестройка выражается в накоплении отдельными цистернами диктиосом осмиофильного вещества. Число диктиосом несколько уменьшается, но они сохраняют активное состояние. Позднее, перед оплодотворением, диктиосомы в синергидах перестают выявляться. Накопление осмиофильных включений и структурные изменения наблюдаются также в митохондриях, пластидах, ядре, вакуолях. У митохондрий накопление осмиофильного вещества сопровождается уменьшением количества крист, а затем (в одной из синергид, перед самым оплодотворением) их полным исчезновением. В другой синергиде в это же время в митохондриях кристы выявляются, но осмиофильное вещество почти не обнаруживается. У пластид, которые в самом начале развития синергид представлены лейкопластами и редкими амилопластами, накоплению осмиофильного вещества предшествует увеличение размера и числа крахмальных зерен. Перед самым оплодотворением осмиофильное вещество перестает выявляться в оболочке амилопластов в той же синергиде. Ядро по мере накопления осмиофильного вещества в оболочке теряет лопастную форму, нуклеоплазма уплотняется. Позднее осмиофильное вещество распространяется из оболочки, проходя через ее внутреннюю мембрану, и располагается по периферии ядра. Похожее осмиофильное вещество в виде глобул было обнаружено в эргастоплазме, в оболочках пластид и ядра, а также около плазмалеммы обеих синергид *Aquilegia vulgaris* (Fougère-Rifot, 1975).

О химической природе осмиофильных веществ в синергидах *Calendula* окончательно судить пока трудно. Можно допустить на основании ультраструктурных данных присутствие в них нескольких веществ — белков, липидов и полисахаридов. Так, на наличие липидов указывает не только одинаковая электронная плотность осмиофильного вещества и липидных капель, но также возможное участие в их синтезе извилистых, слабо гранулярных профилей эндоплазматического ретикулума, которые условно были названы цистернами. Эта форма ретикулума, возможно, является переходной между гранулярным цистерноидным и агранулярным трубчатым ретикулумом. Как известно, последний является клеточным компонентом, принимающим основное участие в биосинтезе липофильных веществ (Васильев, 1969; Schnepf, 1969a, б).

Это осмиофильное вещество, очевидно, содержит не только липиды, поскольку в его синтезе принимает активное участие другая форма эндоплазматического ретикулума — гранулярный ретикулум, ответственный за синтез и секрецию белка. Промежуточная форма ретикулума, которая на электронных фотографиях у *Calendula* имеет вид гранулярной сети, была обнаружена также в секреторных трихомах *Pharbitis* (Unzelman, Healey, 1974), которые интенсивно секретируют гликопротеидную слизь. В синтезе слизи, по мнению авторов, принимает участие именно эта форма эндоплазматического ретикулума. У *Gossypium* (Jensen, 1965a) в цитоплазме синергид обнаружены электронноплотные структуры, также предположительно содержащие белок. У этого же растения для некоторых нуцеллярных клеток Дженсен (Jensen, 1965б) также описал сферические расширения эндоплазматического ретикулума, в которых аккумулируется запасной белок. Механизм их образования очень напоминает процессы, происходящие в синергидах *Calendula*. Фужер-Рифо (Fougère-Rifot, 1975) приписывает обнаруженным ею в синергидах *Aquilegia vulgaris* осмиофильным глобулам только липоидную природу на том основании, что для них характерны осмиофильное окрашивание и отрицательная гистохимическая реакция на полисахариды. Эргастоплазма в этих синергидах развита очень сильно, и так же, как в синергидах *Calendula*, наблюдается отложение осмиофильного вещества во внутримембранном пространстве эндоплазматического ретикулума, в оболочках пластид и ядра. По-видимому, и в случае *Aquilegia* не следует приписывать синтезируемому синергидой осмиофильному веществу только липоидную природу — это может быть и белок. Это осмиофильное вещество у ноготков, видимо, содержит и полисахариды, поскольку в его синтезе принимают участие диктиосомы, а последние, как известно (Mollenhauer, 1967; Schnepf, 1968), ответственны за синтез полисахаридов.

Участие наряду с ретикулумом в накоплении осмиофильного вещества митохондрий, амилопластов, диктиосом, ядра и вакуолей ставит вопрос о том, протекают ли все этапы синтеза в каждом компоненте цитоплазмы независимо или начальные его этапы протекают в одном компоненте, а завершаются — в другом. На этот вопрос сейчас ответить трудно.

Секреция осмиофильного вещества в экстрацитоплазматическое пространство у синергид *Calendula* не наблюдается, но в одной из синергид происходит активная секреция гомогенного вещества (плотность его значительно ниже, чем у осмиофильного вещества), которое составляет энхилему эндоплазматического ретикулума и, по всей вероятности, имеет только белковую природу. Механизм его выделения за протопласт осуществляется по принципу «линьки».

Одна из основных функций синергид, по мнению Дженсена (1965а), заключается в их влиянии на развивающуюся пыльцевую трубку и проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок. В связи с этим Дженсен ставит два вопроса: 1) что лежит в основе направленного роста пыльцевой трубки и 2) почему пыльцевая трубка входит только в одну из синергид. Годино (Godineau, 1969) в результате исследования ультраструктуры синергид *Crepis*, *Picris*, *Cichorium* и *Calendula* наряду с выводом о единстве плана строения у этих растений пришел к заключению, что единственная роль этих клеток — секреция хемотропно-активных веществ, а также ферментов лизиса оболочки пыльцевой трубки.

Для исследованных под электронным микроскопом синергид других видов растений предполагают либо только функцию секреции хемотропно-активных веществ, причем питательные вещества в этом случае поступают в зародышевый мешок через его халазальный конец [*Torenia* (Pluijm, 1964), *Zea* (Diboll, Larson, 1966), *Petunia* (Went, 1970), *Quercus* (Mogensen, 1972), *Aquilegia vulgaris* (Fougère-Rifot, 1975)], либо наряду с этой функцией предполагается функция абсорбции и транспорта метаболитов в яйцеклетку и центральную клетку. В последнем случае их рассматривают как передаточные клетки, поскольку в них хорошо развит нитчатый аппарат — структура, специализирующаяся для активного транспорта веществ через плазмалемму [*Gossypium* (Jensen, 1965а), *Capsella* (Jensen, Schulz, 1968), *Aquilegia formosa* (Vijayaraghavan et al., 1972), *Helianthus* (Newcomb, 1973), *Oenothera* (Jalouzot, 1975)]. Дженсен (1973) придает большое значение изменениям, происходящим в одной из синергид, до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Изменения, по его мнению, связаны с дегенерацией этой синергиды, которая способствует выделению вещества или веществ, направляющих рост трубки в эту измененную синергиду. У *Gossypium* этим веществом может быть кальций, который освобождается из вакуоли дегенерирующей синергиды.

Ультраструктурное сходство синергид *Calendula* в период интенсивного синтеза белков с клетками стигматоидной ткани (Васильев, 1970), с одной стороны, и данные о том, что не только клетки стигматоидной ткани, но также и какие-то микропилярные клетки зародышевого мешка вырабатывают хемотропно-активное в отношении пыльцевой трубки вещество (Welk et al., 1965), позволяют предположить, что именно синергиды у *Calendula* являются хемотропно-активными. Различия в строении сестринских синергид, обнаруженные до вхождения пыльцевой трубки у *Calendula*, описаны также у *Torenia*, *Gossypium*, *Zea*, *Epidendrum*, *Linum* и некоторых других растений.

Одним из проявлений этих изменений у *Calendula* является выделение одной синергидой из протопласта в экстрацитоплазматическое пространство протеинсодержащего вещества. Исходя из настоящих данных нет оснований утверждать, что для *Calendula* это и есть то вещество, которое направляет рост пыльцевой трубки и является хемотропно-активным. Но в качестве рабочей гипотезы допускается такая возможность и по аналогии с выделяющей кальций синергидой *Gossypium* предполагается, что и у *Calendula* в эту секретирующую синергиду входит пыльцевая трубка. Другая синергида у *Calendula*, в которой не происходит заметной секреции вещества за протопласт, разовьется после оплодотворения яйцеклетки в гаусторий, но об этом предполагается написать в другой статье.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1969). Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика *Heracleum* sp. Цитология, 11, 3. — Васильев А. Е. (1970). Ультраструктура стигматоидных клеток *Lilium*. Физиол. раст., 17, 6. — Видаяти О., В. А. Поддубная-Арнольди. (1971). Цитоэмбриологическое исследование *Calendula officinalis* L. В кн.: Морфология цветковых растений. — Герасимова-Навашина Е. Н., В. А. Гуляев. (1973). Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 89, 14—20. — Плиско М. А. (1971). Электронномикроскопическое исследование особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis*. Бот. ж., 56, 5. — Coccuci A. E., W. A. Jensen. (1969). Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. Kurtziana, 5, 23—39. — Dahlgren K. V. (1920). Zur Embryologie der Compositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Z. Bot., 12. — Dahlgren K. V. (1924). Studien über Endospermbildung der Compositen. Svensk Bot. Tidsk., 18. — Deschamps D. A. (1973). Organisation du sac embryonnaire du *Linum catharticum* L., espèce récoltée en station naturelle; étude ultrastructurale. Bull. Soc. Bot. France, 120, 5—6. — Diboll A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. Journ. Bot., 55, 7. — Diboll A. G., D. A. Larson. (1966). An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. Journ. Bot., 53, 4. — Fougère-Rifot M. (1975). L'édification de l'appareil filiforme et l'évolution cytoplasmique des synergides du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris*. C. R. Acad. Sci., Paris, 280, 21. — Godineau J. C. (1966). Ultrastructure du sac embryonnaire du *Crepis tectorum* L.: Les cellules du pôle micropylaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 263, 12. — Godineau J. C. (1969). Ultrastructure des synergides chez quelques Composées. Rev. Cytol. Biol. vég., 32, 3—4. — Godineau J. C. (1971). Ultrastructure du sac embryonnaire de *Crepis tectorum* L. : état après la cellularisation et la fusion des noyaux polaires. Ann. Univ. et A. R. E. R. S. Reims, 9, 1. — Habermann A. (1906). Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Bot. Central. Beih., 20, 300—317. — Jalouzot M. F. (1975). Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarckiana*. C. R. Acad. Sci., Paris, 281, 18. — Jensen W. A. (1965a). The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 3. — Jensen W. A. (1965б). The composition and ultrastructure of the nucellus in cotton. Journ. ultrastruct. Res., 13, 1—2. — Jensen W. A. (1973). Fertilization of Flowering Plants. Bio Science, 23, 1. — Johnson L. E. B., R. D. Wilcoxson, F. I. Frosheiser. (1975). Transfer cells in tissues of the reproductive system of alfalfa. Canad. Journ. Bot., 53, 9. — Mikulska E., B. Rodkiewicz. (1967). Ultrastructure of the maturing embryo sac of *Lilium regale*. Acta Soc. Bot. Polon., 36, 3. — Mogensen H. L. (1972). Fine structure and composition of the egg apparatus before and after fertilization in *Quercus gambelii*: the functional ovule. Amer. Journ. Bot., 59, 9. — Mollenhauer H. H. (1967). The fine structure of mucilage secreting cells of *Hibiscus esculentus* pods. Protoplasma, 63, 4. — Newcomb W. (1973). The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. Canad. Journ. Bot. 51, 5. — Perrin A.

(1970). Diversité des formes d'accumulation de la phytoferritine dans les cellules constituant l'épithème des hydathodes de *Taraxacum officinale* et *Saxifraga aizoon*. Planta, 93. — Pluijm J. E. (1964). An electron microscopie investigation of the filiform apparatus in the embryo sac of *Torenia fournieri*. In: H. F. Linskens (ed). Pollen physiology and fertilization. — Rifot M. (1971). L'évolution ultrastructurale des parois en rapport avec les transformations ontogeniques du gamétophyte femelle chez *Aquilegia vulgaris* L. Ann. Univ. et A. R. E. R. S. Reims, 9, 1. — Rodkiewicz B., E. Mikulska. (1967). The micropylar and antipodal cells of the *Lilium regale* embryo sac obserwed with the electrone microscope. Flora, 158, 2. — Schnepf E. (1968). Zur Feinstruktur der Schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von *Rumex* und *Rheum*. Planta, 79, 1. — Schnepf E. (1969a). Über den Feinbau von Öldrüsen. 1. Die Drüsenhaare von *Arctium lappa*. Protoplasma, 67, 2—3. — Schnepf E. (1969б). Über den Feinbau von Öldrüsen. 4. Die Ölgänge von Umbelliferen: *Heracleum sphondylium* und *Dorema ammoniacum*. Protoplasma, 67, 4. — Schulz R. S., W. A. Jensen. (1968). *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization. Amer. Journ. Bot., 55, 5. — Schürhoff P. N. (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Unzelman J. M., P. L. Healey. (1974). Development, Structure and Occurrence of Secretory Trichomes of *Pharbitis*. Protoplasma, 80, 4. — Vazart B., J. Vazart. (1965). Infrastructure de l'ovule de Lin, *Linum usitatissimum* L. Les cellules du sac embryonnaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 261, 17. — Vazart B., J. Vazart. (1966). Infrastructure du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). Rev. Cytol. Biol., vég., 29, 3—4. — Vazart J. (1969). Organisation et ultrastructure du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). Rev. Cytol. Biol., vég., 32, 3—4. — Vazart J. (1971). Dégénérescence d'une synergide et pénétration du tube pollinique dans le sac embryonnaire de *Linum usitatissimum* L. Ann. Univ. et A. R. E. R. S. Reims, 9, 1. — Vijayaraghavan M. R., W. A. Jensen, M. E. Ashton. (1972). Synergids of *Aquilegia formosa* — their histochemistry and ultrastructure. Phytomorphology, 22, 2. — Welk M., W. F. Millington, W. J. Rosen. (1965). Chemotropic activity and the pathway of the pollen tube in lily. Amer. Journ. Bot., 52, 8. — Went J. L. (1970). The ultrastructure of the synergids of *Petunia*. Acta Bot. Neerl., 19, 2. — Went J. L., H. F. Linskens. (1967). Die Entwicklung des sogenannten «Fadenapparates» in Embryosack von *Petunia hubrida*. Genet. Breeding Res., 37, 51—56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1976.

SUMMARY

During the investigated period in both synergids, along with the function of synthesis, the process of active accumulation of substances is observed. Not long before the pollen tube entering the embryo sac secretion of protein-containing substance over the protoplast was discovered in one of the synergids.

УДК 537.533.35 : 576.3 : 581.14 : 581.431

М. Ф. Данилова, Е. М. Бармичева

О ВОЗМОЖНОМ УЧАСТИИ ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКОГО РЕТИКУЛУМА В ФОРМИРОВАНИИ КЛЕТОЧНОЙ ОБОЛОЧКИ РАСТУЩЕГО КОРНЕВОГО ВОЛОСКА *TRIANEA BOGOTENSIS* KARST. (СЕМ. *HYDROCHARITACEAE*)

M. Th. DANILOVA, E. M. BARMICHEVA. ON THE POSSIBLE PARTICIPATION OF ENDOPLASMIC RETICULUM IN CELL WALL FORMATION OF GROWING ROOT HAIR OF *TRIANEA BOGOTENSIS* KARST. (*HYDROCHARITACEAE*)

В периферической зоне цитоплазмы растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst., в базальной его части обнаружены два типа секреторных гранул: пузырьки Гольджи и пузыревидные вместилища, происходящие непосредственно от цистерн ЭР. Пузырьки Гольджи распределяются в цитоплазме более или менее равномерно, а производные ЭР образуют локальные скопления преимущественно около так называемых секреторных лунок — мест более высокой секреторной активности плазмалеммы (Roland, Vian, 1970). Иногда к плазмалемме, окаймляющей секреторную лунку, прилегают цистерны ЭР, так что границы между плазмалеммой и ЭР становятся неразличимыми. Пузырьки и цистерны ЭР, вероятно, несут вещества другой природы, чем пузырьки Гольджи. Скорее всего, ими являются ферменты и (или) гормоны, участвующие в формировании клеточной стенки.

Рост растительной клетки после завершения делений сопровождается, как правило, значительной активизацией функций мембранной системы, включающей ядерную оболочку, эндоплазматический ретикулум (ЭР), аппарат Гольджи и плазмалемму. Усилиями цитологов, работающих методом электронной микроскопии, и биохимиков собрано немало фактов, показывающих, что в процессе «тока мембран», направленного от ЭР через аппарат Гольджи к плазмалемме, осуществляются определенные этапы биогенеза и трансформации мембран, а также синтез ряда различных по природе веществ, входящих затем в состав клеточной оболочки (Schnepf, 1969; Vian, Roland, 1972; Northcote, 1974). В конечных звеньях мембранного конвейера формируются пузырьки Гольджи, взаимодействие которых с плазмалеммой растущей клетки обеспечивает решение одновременно двух «ростовых» задач: за счет мембран, ограничивающих пузырьки, происходит нарастание поверхности плазмалеммы, а содержимое пузырьков вносит вклад в клеточную оболочку.

Эта простая общая схема ростовых процессов, разыгрывающихся на периферии клетки, является в настоящее время весьма распространенной, хотя и не общепринятой. Наиболее последовательной критике данная концепция роста поверхности клетки подвергалась в пространной статье О' Брайена (O' Brien, 1972), который поставил под сомнение убедительность не только морфологических, но и цитохимических и радиоавтографических данных, приводимых в ее пользу разными авторами.

Возможно, что критика О'Брайена несколько тенденциозна. Однако изложенная концепция действительно сформулирована пока еще в самой общей форме. Многие вопросы, касающиеся участия клеточных органелл в биосинтезе и секреции веществ, составляющих клеточную стенку, а также механизмы включения в плазмалемму новых структурных компонентов с одновременным экстрагированием веществ в пространство между двумя оболочками, остаются во многом неясными. В частности, может подвергаться обсуждению вопрос о том, всегда ли мембранный материал, подлежащий включению в плазмалемму, подается в места активных ростовых процессов в виде пузырьков Гольджи, содержащих уже готовые, сходные структурно с плазмалеммой фрагменты мембран, или существуют другие «единицы роста», кроме пузырьков Гольджи.

Хорошим объектом для наблюдений над взаимоотношениями мембранных компонентов цитоплазмы в процессе клеточного роста являются клетки, обладающие апикальным ростом (ризоиды, пыльцевые трубки, гифы грибов, корневые волоски). Приуроченность роста к относительно небольшим участкам, своеобразная специализация апикальной зоны в таких клетках делают их удобной моделью для изучения морфогенетических механизмов роста (Green, 1969).

В более ранних публикациях (Данилова, Бармичева, 1973; Данилова, 1974) мы касались поведения мембранных элементов системы аппарата Гольджи и ЭР в апексах корневых волосков. В данном сообщении излагаются некоторые результаты наблюдений за распределением компонентов этих мембранных систем в периферической зоне базальной части корневого волоска, где осуществляются вторичные изменения в структуре клеточной оболочки и поверхность плазмалеммы нарастает незначительно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Корни (3—4 см длиной) водного растения *Trianea bogotensis*, выращенного в оранжереях Ботанического института АН СССР, фиксировали по общепринятой методике глутаровым альдегидом с дофиксацией четырехокисью осмия и заливали в эпон 812. Срезы, приготовленные на ультрамикротоме LKB, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Просмотр и фотографирование материала производили на электронном микроскопе JEM-7A.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Trianea bogotensis, как и другие представители сем. *Hydrocharitaceae*, характеризуется специфической дифференциацией клеток ризодермы. На ранней стадии развития протодермы определенная часть клеток детерминируется в виде трихобластов — материнских клеток корневых волосков. Ранняя функциональная специализация трихобластов сопровождается рядом структурных изменений, отличающих их от безволосковых клеток ризодермы. Они содержат более крупные ядра и ядрышки, что связано с полиплоидизацией происходящей после неравных делений; об этом можно судить по аналогии с *Hydrocharis* (Cutter, Feldman, 1970), имеющим сходный тип дифференциации ризодермы. Трихобласты *Trianea bogotensis* перед началом развития корневых волосков представляют собой довольно крупные клетки более или менее изодиаметрической формы в противоположность вытянутым по длине корня безволосковым клеткам. Цитоплазма их плотная, и до начала роста корневых волосков центральная вакуоля отсутствует. Впоследствии, уже на стадии апикального роста волоска, формируется центральная вакуоля, но цитоплазма продолжает оставаться богатой органеллами. Распределение органелл в растущем корневом волоске характеризуется определенной поляризацией. В отличие от апекса базальной части волоска свойственно более или менее равномерное распределение элементов ЭР, аппарата Гольджи и митохондрий в плотном матриксе цитоплазмы.

Аппарат Гольджи представлен большим числом сравнительно мелких диктиосом, состоящих из пачек цистерн (по 7—8 цистерн в пачке), отчленяющих множество мелких пузырьков с тонкогранулярно-волокнистым содержимым, заполняющим большей частью всю полость пузырька.

Эндоплазматический ретикулум образует густую сеть узких гранулярных цистерн, местами расположенных параллельно друг другу. Окончания профилей ЭР иногда представлены в виде прозрачных пузыревидных расширений с уплотненным в центральной части содержимым (см. таблицу, *а*, вклейка). Такие же пузыревидные образования, отличающиеся по величине и характеру содержимого от пузырьков Гольджи, встречаются в цитоплазме вне связи с элементами ЭР. Близость скоплений этих пузыревидных вместилищ к цистернам ЭР и их сходство с концевыми расширениями последних, а также присутствие рибосом на ограничивающих мембранах многих из них не оставляют сомнений в их ретикулярном происхождении.

Следовательно, в цитоплазме растущего корневого волоска у *Trianea bogotensis* постоянно присутствуют различные по происхождению типы пузырьков: одни из них являются производными аппарата Гольджи, а другие отпочковываются непосредственно от ЭР. В поверхностных слоях цитоплазмы, близ плазмалеммы, встречаются оба типа пузырьков: пузырьки Гольджи с равномерно распределенным гранулярно-волокнистым содержимым и прозрачные (иногда с уплотненным в центральной части содержимым) пузырьки ретикулярной природы. В локализации пузырьков Гольджи не наблюдается ничего специфического — они более или менее равномерно распределены вдоль плазмалеммы по всей поверхности клетки. Что же касается производных ЭР, то их локализация весьма характерна.

В растущем корневом волоске плазмалемма местами образует инвагинации — кармашки, обычно заполненные плотным тонкофибриллярным содержимым. Эти образования внешне сходны с секреторными лунками, описанными Роланом с сотрудниками (Roland, Sandoz, 1969; Roland, Vian, 1970) и рассматриваемыми ими как места активной секреции веществ клеточной стенки плазмалеммой.

В растущих волосках *Trianea bogotensis* секреторные лунки встречаются довольно часто, и в непосредственной близости от них всегда наблюдается скопление элементов ЭР, в том числе и описанных выше пузыревидных вместилищ ретикулярного происхождения (см. таблицу, *а*). Иногда к плазмалемме, окаймляющей секреторную лунку, прилегают сами цистерны ЭР, причем прилегание бывает настолько плотным, что границ плазмалеммы и мембраны ретикулума различить не удается (см. таблицу, *б*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Роль ЭР в увеличении поверхности клетки и наращивании клеточной оболочки является, по-видимому, двоякой. Во-первых, можно считать доказанным его значение как генеративного центра, поставляющего исходный материал для построения плазмалеммы и клеточной оболочки. Эта роль ЭР в генерации белковых и полисахаридных предшественников структурных компонентов клеточных покровов подтверждена морфологическими наблюдениями, а также данными цитохимии и авторадиографии (Mollenhauer, Morré, 1966; Pickett-Heaps, 1967; Bowles, Northcote, 1972, и др.). Принимая участие в выработке первичных продуктов, ЭР передает их в аппарат Гольджи, который играет активную роль в их дальнейшей трансформации, транспортировке и секреции. Участие ЭР в наращивании плазмалеммы и клеточной оболочки в данном случае опосредовано активностью аппарата Гольджи.

Во-вторых, нельзя исключить и возможность прямой передачи аккумулирующихся в цистернах ЭР материалов в плазмалемму и клеточную оболочку, хотя против этого обычно приводится ряд возражений. Одним из доводов против допущения прямого участия ЭР в построении плазмалеммы является факт структурного и химического различия мембран ЭР и плазмалеммы (Matile, 1975). Однако если это возражение можно считать убедительным, когда речь идет о нарастании поверхности плазмалеммы за счет готовых фрагментов мембран, его вряд ли можно принимать в расчет при обсуждении вопроса об участии ЭР в секреции материалов в клеточную стенку, а также в поставке к активным зонам роста ферментов и гормонов, с участием которых происходят процессы роста.

Напротив, имеется немало данных, позволяющих говорить о прямом участии ЭР в секреции этих веществ. Своеобразное поведение ЭР в дифференцирующихся ситовидных трубках истолковывается как указание на то. что ЭР принимает участие в синтезе и секреции каллозы ситовидных пластинок, а также в выделении ферментов, необходимых для образования перфораций (Arsanto, Coulon, 1975). Пузыреобразные расширения ЭР, заполненные плотным веществом, найденные в корневом чехлике *Fagopyrum*, рассматриваются как секреторные гранулы, несущие вещества клеточной стенки, в противоположность таким же гранулам, генетически связанным с аппаратом Гольджи (Hršel, 1966). По мнению Габары (Gabara, 1974), ЭР принимает прямое участие в отложении материала экзины пыльцевого зерна.

В настоящее время большинство исследователей склоняются к тому, что окончательный синтез микрофибрилл целлюлозы — одного из главных компонентов клеточной стенки — происходит на плазмалемме. Необходимые для этого ферменты поставляются как аппаратом Гольджи, так и ЭР. При этом, согласно Шору, Раймону и Маклахлану (Shore et al., 1975), синтетазы, связанные с аппаратом Гольджи, участвуют в отложении поперечно ориентированных микрофибрилл, а синтетазы, приуроченные к ЭР, связаны с продольно ориентированными фибриллами, препятствующими растяжению клеток в продольном направлении. В соответствии с этим надо полагать, что ЭР-синтетазы появляются в конце фазы роста клеток растяжением и способствуют отложению вторичных утолщений у закончивших рост клеток. Это вполне согласуется с нашими наблюдениями над формирующимися сосудами первичной ксилемы корня: ЭР особенно хорошо развит и обнаруживает явное тяготение в своем расположении к клеточным стенкам на первой фазе формирования вторичных утолщений оболочек — сразу же после окончания роста клеток растяжением (Данилова, Стамболцян, 1975). На более поздних стадиях формирования вторичных оболочек преобладающей органеллой в клетках является аппарат Гольджи.

Способ секреции как целлюлозных предшественников, так и ферментов, участвующих в их синтезе, остается неясным. Также остается неясной приуроченность к тем или иным органеллам белков, секретируемых в клеточную стенку, в частности специфического для клеточных оболочек белка, содержащего гидроксипролин (Sadava, Chrispeels, 1973). По данным Робертса и Носкоута (Roberts, Northcote, 1972), белок поступает в клеточную стенку на поздней стадии формирования клеточной пластинки и в его доставке к местам включения участвуют гладкомембранные элементы. В соответствии со схемой, принятой для клеток животных, белок, синтезируемый на рибосомах, связанных с ЭР, накапливается в цистернах ЭР, а затем компартментируется в аппарате Гольджи. Конечные этапы трансформации белковых молекул, идущих на экспорт, осуществляются в так называемых зимогеновых гранулах, отпочковывающихся от цистерн диктиосом. Зимогеновые гранулы, взаимодействуя с плазмалеммой, осуществляют гранулокриновую секрецию белка.

Можно предположить, что наблюдаемые нами в растущих волосках *Trianea bogotensis* пузыревидные образования ретикулярной природы аналогичны зимогеновым гранулам белоксекретирующих клеток. Однако в отличие от зимогеновых гранул секреторных клеток животных они не проходят в процессе своего формирования промежуточной ступени в аппарате Гольджи, а отпочковываются непосредственно от цистерн ЭР.

Скопление пузыревидных вместилищ ЭР близ секреторных лунок может свидетельствовать о том, что секреция веществ, содержащихся в этих производных ЭР, осуществляется по гранулокриновому способу. Секреторная лунка в данном случае может представлять собой временное образование, возникающее в связи с локальным скоплением секреторных пузырьков и излиянием большого количества материалов в пространство между плазмалеммой и клеточной стенкой. В дальнейшем содержимое секреторных лунок может равномерно распределиться по внутренней поверхности клеточной стенки и участвовать в формировании клеточной оболочки. На основании только ультраструктурных данных, разумеется, невозможно сделать заключение о химической природе секретируемых веществ. Однако судя по тому, что наряду с производными ЭР в периферической зоне клетки постоянно присутствуют пузырьки Гольджи, можно предположить, что ЭР пузырьки несут вещества другой природы, чем пузырьки Гольджи. Скорее всего это могут быть ферменты или гормоны, участвующие в формировании клеточной стенки. Такое предположение сделано ранее Роланом (Roland, 1973), наблюдавшим сходные картины у ряда объектов.

В заключение авторы приносят глубокую благодарность Н. Н. Арнаутову за большую помощь при подборе растительного материала и при его фиксации.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. Л. — Данилова М. Ф., Е. М. Бармичева. (1973). Структурные факторы апикального роста клеток. Тез. 9 Всес. конф. по электрон. микроскопии. Тбилиси. — Данилова М. Ф., Е. Ю. Стамболцян. (1975). Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы. Бот. ж., 60, 7 : 913. — Arsanto J.-P., J. Coulon. (1975). Application des méthodes cytochimique et radioautographique de détection ultrastructurale des polysaccharides á l'étude de la différenciation des plateaux criblés du métaphloème caulinaire de deux Cucurbitacées voisines (*Ecballium elaterium* R. et *Cucurbita pepo* L.). C. R. Acad. Sci., Paris, D280, 6 : 601. — Bowles D. J., D. H. Northcote. (1972). The sites of synthesis and transport of extracellular polysaccharides in the root tissues of maize. Biochem. J., 130, 4 : 1133. — Cutter E. G., L. J. Feldman. (1970). Trichoblasts in *Hydrocharis*. 1. Origin, differentiation, dimensions and growth. Amer. J. Bot., 57, 2 : 190. — Gabara B. (1974). A possible role for the endoplasmic reticulum in exine formation. Grana, 14, 1 : 16. — Green P. B. (1969). Cell morphogenesis. Ann. Rev. Plant Physiol., 20 : 365. — Hršel I. (1966). Morphology and function of the endoplasmic reticulum. Biol. plant., 8, 1 : 36. — Matile Ph. (1975). The lytic compartment of plant cells. Wien. — Mollenhauer H. H., D. J. Morré. (1966). Golgi apparatus and plant secretion. Ann. Rev. Plant Physiol., 17 : 27. — Northcote D. H. (1974). Membrane systems of plant cells. Phil. Trans. Royl. Soc. Lond., B268, 891 : 119. — O'Brien T. P. (1972). The cytology of cell-wall formation in some eukaryotic cells. Bot. Rev., 38, 1 : 87. — Pickett-Heaps J. D. (1967). Preliminary attempts at ultrastructural polysaccharide localization in plant cells. J. Histochem. Cytochem., 15, 8 : 442. — Roberts K., D. H. Northcote. (1972). Hydroxyproline: observations on its chemical and autoradiographical localization in plant cell wall protein. Planta, 107, 1 : 43. — Roland J.-C. (1973). The relationship between the plasmalemma and plant cell wall. Intern. Rev. Cytol., 36 : 45. — Roland J.-C., D. Sandoz. (1969). Détection cytochimique des sites de formation de polysaccharides prémembranaires dans les cellules végétales. J. Miccosc., 8, 2 : 263. — Roland J.-C., B. Vian. (1970). Précisions sur la localisation et les caractères ultrastructuraux de polysaccharides acides dans les cellules végétales. C. R. Acad. Sci. Paris, D271, 6 : 572. — Sadava D., M. J. Chrispeels. (1973). The biosynthesis and secretion of hydroxyproline-rich cell wall glycoproteins. In: Biogenesis of plant cell wall polysaccharides. Ed. Fr. Loewys. New York : 165. — Schnepf E. (1969). Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia, 8. Wien. — Shore G., Y. Raymond, G. A. Maclachlan. (1975). Cell surface and intracellular β-1-4-glucan (cellulose) synthetase activities in relation to the stage and direction of cell growth. Plant Physiol., 56, 1 : 34. — Vian B., J.-C. Roland. (1972). Différenciation des cytomembranes et renouvellement du plasmalemme dans les phénomènes de sécrétions végétales. J. Microsc., 13, 1 : 119.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 17 VI 1976.

SUMMARY

It has been shown that in the peripheral zone of the cytoplasm of growing root hair in *Trianea bogotensis* Karst., in its basal part, two types of secretory granules are found: the Golgi vesicles and the vesicle-like conceptacles, originating directly from endoplasmic reticulum cisterns. The Golgi vesicles are distributed in the cytoplasm evenly, whereas the derivatives of endoplasmic reticulum sometimes accumulafa around «secretory cavities» — the loci of the highest secretory activity of plasmalemma.

The joint participation of derivatives of both Golgi apparatus and endoplasmic reticulum in substances secretion into the cell wall is supposed. It is thought that unlike the Golgi apparatus which maintains the secretion of polysaccharide components of the cell wall, the endoplasmic reticulum supplies substances of different nature — mainly enzymes and hormons taking part in cell wall formation.

ТОМ 62 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1977, № 2

УДК 581.13 : 581.132 : 582.264

Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова

О ВЛИЯНИИ НАКОПЛЕНИЯ АССИМИЛЯТОВ НА ФОТОСИНТЕЗ У КЛЕТОК ХЛОРЕЛЛЫ

L. A. FILIPPOVA, N. S. MAMUSHINA, E. K. ZUBKOVA. ON THE INFLUENCE OF ACCUMULATION OF ASSIMILATES ON PHOTOSYNTHESIS IN *CHLORELLA* CELLS

Исследовалось влияние экзогенной глюкозы на интенсивность фотосинтеза и на внутриклеточное распределение ассимилятов в клетках хлореллы. Показано, что присутствие глюкозы (концентрация 0.0001—0.1%) в инкубационной среде не снижает интенсивности фотосинтеза клеток хлореллы в течение 5 час. В хлоропластах при этом отмечается увеличение количества крахмала, а фонды промежуточных продуктов цикла Кальвина остаются постоянными. В то же время под влиянием глюкозы обнаружено накопление дифосфатов сахаров в цитоплазме. Делается вывод о существовании в ассимилирующей клетке хлореллы регуляторных механизмов освобождения хлоропласта от избытка промежуточных продуктов фотосинтеза.

В литературе широко распространено представление о том, что одним из факторов, снижающих интенсивность фотосинтеза, является накопление ассимилятов. Однако в ряде работ высказывается мнение, что эта гипотеза недостаточно доказана (Neals, Incoll, 1968; Мокроносов, 1973). Действительно, имеется ряд фактов, не укладывающихся в это представление. Например, в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР были проведены эксперименты, в которых интенсивность фотосинтеза отчлененных листьев земляники оставалась постоянной в течение 6 час. при насыщающей концентрации углекислоты и достаточно высокой интенсивности освещения. В экспериментах А. Т. Мокроносова и Н. А. Ивановой (1970) на отделенных листьях картофеля и высечках из листьев сирени, а также в опытах Натра (Natr, 1967) на высечках из листьев ячменя фотосинтез не снижался в течение суток и более.

Для имитации накопления ассимилятов часто используются экзогенные сахара (Hartt, 1963; Waldron et al., 1967; Natr, Ludlow, 1970; Natr et al., 1974). В некоторых случаях при введении в лист сахаров было обнаружено снижение интенсивности фотосинтеза. Однако интерпретация этих данных осложняется тем, что, как теперь стало известно, поглощение экзогенных сахаров может вызывать побочные явления: увеличение устьичного и мезофильного сопротивления, снижение транспирации (Natr, Lundlow, 1970). Кроме того, в листьях высших растений может иметь место компартментация поглощенных сахаров в клетках или ткани листа. Экзогенный сахар или продукты его метаболизма аккумулируются в разных клеточных компонентах в зависимости от объекта исследования (Maclachlan, Porter, 1959; Wolf, 1967; Багаутдинова, 1970). В связи с этим не было уверенности, что поглощенные экзогенные сахара действительно проникают в хлоропласты. Более удобную модель для исследования этого вопроса представляют одноклеточные водоросли, например хлорелла, некоторые штаммы которой на свету хорошо ассимилируют глюкозу и на 70—80% превращают ее в крахмал (Bishop, 1961; Kandler, Tanner, 1966; Чулановская, 1974). Таким образом, для этого объекта глюкоза может рассматриваться как метаболит, участвующий в накоплении углеводов в самих хлоропластах одновременно с биосинтезом этих соединений в процессе фотосинтеза. Можно было ожидать, что у одноклеточных водорослей ингибирование фотосинтеза накопившимися ассимилятами проявится скорее, так как у них наблюдается высокая интенсивность фотосинтеза, отсутствует транспорт ассимилятов на далекое расстояние и относительно невелико выделение продуктов жизнедеятельности во внешнюю среду.

В настоящей работе были поставлены вопросы: происходит ли в клетках хлореллы при длительном фотосинтезе и при повышенном содержании глюкозы в среде накопление ассимилятов непосредственно в хлоропластах и как меняется при этом величина интенсивности фотосинтеза?

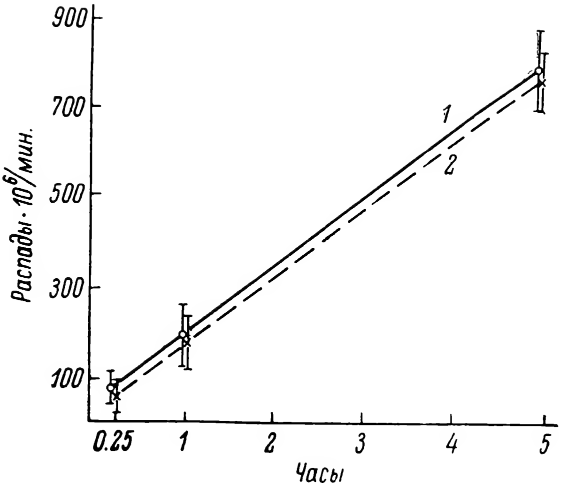
МЕТОДИКА

Объектом исследования служила *Chlorella pyrenoidosa* Chick штамм 82 (№ 4 по каталогу ЛГУ). Для этого штамма хлореллы хорошо изучены условия поглощения глюкозы на свету и ее метаболизм в клетках (Чулановская, 1974). Суспензия хлореллы выращивалась в течение 4 дней на среде Тамийя (1 : 4) в накопительной культуре. Перед опытом суспензию центрифугировали, ресуспендировали в воде и создавали плотность клеток около 400 млн/мл. Интенсивность фотосинтеза измеряли по включению C^{14} в клетки при освещении 30 тыс. лк, температуре 22° и концентрации CO_2 2%. Экспозиция в атмосфере меченой углекислоты продолжалась от 15 мин. до 5 час.

После экспозиции клетки фиксировались при —76° и лиофильно высушивались. После дробления из этих клеток выделяли хлоропласты в неводную среду по методу, описанному ранее (Филиппова и др., 1973). Фракцию, обогащенную хлоропластами, и остаток подвергали радиохимическому анализу по методике, принятой в лаборатории фотосинтеза БИНа (Вознесенский и др., 1965). Радиоактивность «цитоплазмы» (непластидные компоненты клетки) определяли по разности радиоактивности клеток и хлоропластов. Для анализа веществ водно-спиртовой фракции был использован метод тонкослойной хроматографии в модификации Н. Ф. Белан и З. Н. Абдурахмановой (1969). Количество крахмала определяли в сульфосалициловом экстракте с иодной пробой (Ястрембович, Калинин, 1962).

Радиоактивность клеток и выделенных из них органических веществ определяли с помощью жидкостно-сцинтилляционного метода. В качестве сцинтилляционного растворителя использовали толуол. Подсчет числа распадов радиоактивного углерода производился на приборе Изокап-300. Для определения радиоактивности клеток 0.3 мл суспензии хлореллы наносили на мембранные фильтры № 3 и тщательно промывали, чтобы полностью удалить среду. Клетки фиксировали на фильтрах при 100° и вместе с фильтрами помещали в сосудики со сцинтилляционной жидкостью. Радиоактивность извлеченных веществ определяли путем помещения 0.02 мл раствора и 2 мл этанола в сцинтилляционную жидкость. Радиоактивность с хроматограмм подсчитывали путем помещения в сцинтилляционную жидкость целлюлозы, соответствующей площади пятна на пластинке.

Было проведено 6 опытов, в 2 из них был сделан детальный анализ внутриклеточного распределения веществ водно-спиртовой фракции. Сухая масса хлореллы из одного и того же опыта делилась на 2 части. В одной из них радиохимический анализ проводился на клетках после их дробления, а в другой — после того, как из клеток выделяли фракции хлоропластов и «цитоплазмы». Радиоактивность каждого соединения из клеток сопоставляли с суммарной радиоактивностью того же соединения из хлоропластов и «цитоплазмы». Достаточно хорошее совпадение этих величин свидетельствовало об отсутствии больших потерь радиоактивности во время выделения субклеточных структур.



Увеличение радиоактивности клеток хлореллы на свету в зависимости от экспозиции в $C^{14}O_2$ (в распадах·10^6/мин.·г сух. веса клеток).

1 — контроль, 2 — глюкоза (0.1%).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе имеются данные о том, что концентрация глюкозы 0.001% не снижает интенсивности фотосинтеза у *Chlorella* sp. K. (Афанасьева, Семененко, 1972). Исследования зависимости интенсивности фотосинтеза, проведенные нами на другом штамме хлореллы, показали, что в пределах концентрации 0.0005—0.1% глюкоза не вызывает снижения ассимиляции CO_2 в течение 5 час. опыта. Для решения нашей задачи мы выбрали максимальную из этих концентраций (0.1%), чтобы создать бо́льшую нагрузку на ассимиляционный аппарат клетки. Мы рассчитали, что при этой концентрации глюкозы количество углерода, поглощенного в виде глюкозы, было несколько больше, чем количество углерода, ассимилированного при фотосинтезе. При расчетах использовались данные о том, что клетки этого штамма хлореллы поглощают в аналогичных нашим экспериментальных условиях 200 мг глюкозы (или 80 мг углерода) на 1 г сухого веса клеток в час (Чулановская, Заленский, 1970). В то же время интенсивность фотосинтеза в наших опытах составляла около 200 мг CO_2 (или 55 мг углерода) на 1 г сухого веса в час. Кроме того, как указывалось выше, поглощенная при этой концентрации глюкоза метаболизируется в крахмал и, следовательно, локализуется в хлоропластах.

Использование более высоких концентраций глюкозы является нежелательным, так как известно, что экзогенная глюкоза при концентрации 0.25% при длительных экспозициях вызывает нарушение биосинтеза хлорофилла в клетках хлореллы (Shihira-Ishikawa, Hase, 1964).

На рисунке представлены данные по увеличению радиоактивности клеток хлореллы в зависимости от экспозиции в $C^{14}O_2$ в контрольном варианте и на глюкозе (среднее из 6 опытов). В течение 5 час. интенсивность фотосинтеза в обоих вариантах остается постоянной. Глюкоза не вызывает снижения поглощения $C^{14}O_2$.

Результаты радиохимического анализа клеток хлореллы показали, что присутствие глюкозы в среде не вызывает больших изменений в распределении поглощенного углерода при фотосинтезе по фракциям органических веществ (табл. 1). Можно лишь отметить некоторое увеличение метки в крахмале и уменьшение метки в гемицеллюлозах при инкубировании клеток на глюкозе.

В ходе более детального анализа веществ водно-спиртовой фракции выяснилось, что под влиянием глюкозы в клетках хлореллы возрастает включение метки в дифосфаты сахаров и уменьшается — в монофосфаты, триозофосфаты и свободные сахара (табл. 2). Из всех этих соединений наибольший ингибирующий эффект, по-видимому, могут оказывать дифо-

ТАБЛИЦА 1

Распределение C^{14} между органическими веществами в клетках хлореллы (в процентах от общей радиоактивности клеток)

Соединение	1 час		3.5 часа	
	контроль	+ глюкоза	контроль	+ глюкоза
Водно-спиртовая фракция	28.0	25.0	24.0	26.0
Крахмал	67.0	72.0	61.0	67.0
Гемицеллюлозы	5.0	3.0	15.0	7.0

сфаты, накопление которых тормозит активность рибулозодифосфаткарбоксилазы (Бассем, 1972). В наших опытах, как указывалось выше, несмотря на накопление дифосфатов, не наблюдалось ингибирования фотосинтеза на глюкозе. В связи с этим интересно было выяснить внутриклеточную локализацию промежуточных продуктов фотосинтеза, и в частности дифосфатов сахаров. Как видно из табл. 2, под влиянием глюкозы радиоактивность дифосфатов сахаров в хлоропластах изменяется мало, хотя общее включение C^{14} в эти соединения увеличивается в клетке в 1.5—2 раза. Это возрастание происходит за счет меченых дифосфатов, локализованных в цитоплазме. При более длительной экспозиции (3.5 часа), кроме дифосфатов, в цитоплазме под влиянием глюкозы увеличивается также радиоактивность триозофосфатов и всех свободных сахаров. Таким образом, хлоропластные фонды этих соединений как бы защищены от переполнения: по-видимому, срабатывает механизм регуляции их оттока. О взаимных превращениях этих соединений трудно говорить, не располагая данными по их динамике при более коротких экспозициях.

ТАБЛИЦА 2

Распределение C^{14} между веществами водно-спиртовой фракции углеводной природы у хлореллы (в распадах·10^5/мин·г. сух. веса)

Соединение	1 час						3.5 часа					
	контроль			+ глюкоза			контроль			+ глюкоза		
	клетка	хлоропласт	цитоплазма	клетка	хлоропласт	цитоплазма	клетка	хлоропласт	цитоплазма	клетка	хлоропласт	цитоплазма
Дифосфаты сахаров	5.4	5.3	1.1	11.3	7.1	4.2	8.2	7.2	1.0	13.3	6.6	6.7
Монофосфаты сахаров	6.8	5.9	0.9	5.3	5.3	—	20.2	10.2	10.0	6.1	4.6	1.5
Триозофосфаты	38.7	33.6	5.1	17.9	11.3	6.6	99.0	98.0	1.0	65.6	38.1	27.5
Сахароза	16.8	15.2	1.6	6.6	5.3	1.3	36.0	33.6	2.4	24.0	17.8	5.2
Глюкоза	14.9	11.9	3.0	10.6	8.1	2.5	28.9	26.9	2.0	45.6	40.0	5.6
Фруктоза	77.6	77.4	0.2	37.5	37.4	0.1	141.8	141.8	—	67.5	66.5	1.0
Сумма сахаров	109.3	104.5	4.8	54.7	50.8	3.9	206.7	202.3	4.4	136.1	124.3	11.8

Необходимо отметить, что присутствие глюкозы в среде тормозит включение метки в свободные сахара в клетках и в хлоропластах. Это связано с тем, что в клетки поступают аналогичные немеченные соединения из ассимилированной глюкозы. Так, по данным М. В. Чулановской (1974), у нашего штамма хлореллы около 4% от всего ассимилированного с глюкозой углерода поступает в сахарозу.

В литературе описаны случаи снижения фотосинтеза в результате накопления в них крахмала (Семененко и др., 1969). Эти данные получены на другом штамме хлореллы *Chlorella* sp. К. Примечательно, что снижение интенсивности фотосинтеза в этих опытах начиналось лишь после 7 час. при высокой температуре, когда крахмальные зерна занимали около $^2/_3$ объема клетки, а содержание крахмала достигало 45% от сухого веса водорослей.

Снижение интенсивности фотосинтеза под влиянием накопления крахмала может объясняться рядом причин. Так, предполагают, что оптически плотные зерна крахмала закрывают путь свету к центрам, улавливающим его. Аналогичная гипотеза высказывается относительно центров карбоксилирования CO_2, к которым крупные зерна крахмала закрывают доступ углекислоты (Neals, Incoll, 1968). С другой стороны, плотно упакованные зерна крахмала могут нарушать связь между ферментными комплексами, участвующими в регенерации акцептора CO_2 (Моиз, 1970).

ТАБЛИЦА 3

Содержание крахмала в клетках хлореллы (в мг/г сух. веса)

Продолжительность фотосинтеза	Варианты опыта	
	контроль	+ глюкоза
15 мин.	2.6	3.0
1 час	3.4	4.4
4 часа	4.1	8.1

В наших опытах содержание крахмала возрастало на глюкозе в полтора раза (табл. 3). Интересно, что и включение метки в крахмал также было больше на глюкозе, т. е. наряду с экзогенной глюкозой в крахмал более интенсивно включался углерод, поглощенный при фотосинтезе. По-видимому, в этих условиях стимулировалась активность фермента, участвующего в биосинтезе крахмала, — АДФГ-пирофосфорилазы — за счет увеличения количества субстрата этого фермента — фосфорилированной глюкозы. Кроме того, продукты метаболизации глюкозы могут также выступать в роли активаторов этого фермента. На такую возможность указывает в своих работах Прейс с соавторами. При исследовании механизмов регуляции ключевого фермента биосинтеза крахмала они установили, что у хлореллы и в листьях высших растений такими активаторами могут быть ФГК и фруктозомоно- и дифосфаты (Sanwall, Preiss, 1967; Preiss et al., 1970).

Таким образом, в условиях, когда отсутствует стрессовая ситуация, протекание фотосинтеза при непрерывном длительном освещении (до 5 час.) не приводит к такому накоплению крахмала, которое вызывает снижение его интенсивности. Что касается промежуточных продуктов типа дифосфатов сахаров, влияние которых на цикл регенерации акцептора CO_2 и на карбоксилирующий фермент было показано in vitro, то ассимилирующая клетка имеет по крайней мере два способа удаления их из хлоропласта: 1) вовлечение в биосинтез такого индифферентного соединения, как крахмал, и 2) вывод их из хлоропласта в цитоплазму.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева В. П., В. Е. Семененко. (1972). К изучению перехода клетки хлореллы с автотрофного на гетеротрофный, фотогетеротрофный и миксотрофный типы питания. В кн.: Матер. VII Всес. рабочего совещания по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе. Киев. — Багаутдинова Р. И. (1970). Влияние экзогенных метаболитов на синтез углеводов и органических кислот в листьях картофеля. Уч. зап. Уральск. унив., 113, сер. биол., 8. — Бассем Д. А. (1972). Регуляция путей метаболизма углерода в фотосинтезе. В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М. — Белан Н. Ф., З. Н. Абдурахманова. (1969). Разделение продуктов фотосинтеза методом хроматографии в тонких слоях. ДАН ТаджССР, 12, 10. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Моиз А. (1970). Ассимиляция CO_2 препаратами изолированных хлоропластов (факторы, лимитирующие ассимиляцию). В кн.: Функциональная биохимия клеточных структур. М. — Мокроносов А. Т. (1973). Транспорт ассимилятов как фактор эндогенной регуляции фотосинтеза. В кн.: Транспорт ассимилятов и отложение веществ в запас у растений. Владивосток. — Мокроносов А. Т., Н. А. Иванова. (1970). Фотосинтетическая функция листа картофеля в автономном и системном режимах. Физиол. раст., 17, 2. — Семененко В. Е., М. Г. Владимирова, О. Б. Орлеанская, Н. И. Райков. (1969). К физиологической характеристике *Chlorella* sp. K. при высоких экстремальных температурах. II. Изменение биосинтеза, ультраструктуры и активности фотосинтетического аппарата хлореллы при разобщении клеточных функций экстремальной температурой. Физиол. раст., 16, 2. — Филиппова Л. А., Н. С. Мамушина, О. В. Заленский. (1973). Влияние интенсивности света на отток ассимилятов из хлоропластов у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. ж., 58, 10. — Чулановская М. В. (1974). Метаболизм поглощенной глюкозы C^{14} у хлореллы на свету и в темноте при разной температуре. Бот. ж., 59, 9. — Чулановская М. В., О. В. Заленский. (1970). Светозависимое поглощение глюкозы как показатель фотофосфорилирования in vivo. В кн.: Методы исследования фотофосфорилирования. Пущино-на-Оке. — Ястрембович Н. И., Ф. Л. Калинин. (1962). Определение углеводов и растворимых соединений азота в одной навеске растительного материала. В кн.: Рост и продуктивность растений. Киев. — Bishop N. J. (1961). The photometabolism of glucose by an hydrogenadapted alga. Biochem. Biophys. Acta, 51, 2. — Hartt C. E. (1963). Translocation as a factor in photosynthesis. Naturwissenschaften, 50, 6. — Kandler O., W. Tanner. (1966). Die Photoassimilation von Glucose als Indikator für die Lichtphosphorylierung in vivo. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 79, 11. — Maclachlan G. A., H. K. Porter. (1959). Replacement of oxydation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaf. Proceed. Roy. Soc., London, ser. B, 150, 941. — Natr L. (1967). Time-course of photosynthesis and maximum figures for the accumulation of assimilates in barley leaf segments. Photosynthetica, 1, 1. — Natr L., M. M. Ludlow. (1970). Influence of glucose absorption and photosynthate accumulation on gas exchange of barley leaf segments. Photosynthetica, 41, 4. — Natr L., B. T. Watson, P. E. Weatherley. (1974). Glucose absorption, carbohydrate accumulation, presence of starch and rate of photosynthesis in barley leaf segments. Ann. Bot., 38, 156. — Neals T. F., L. D. Incoll. (1968). The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. Bot. Rev., 34, 1. — Preiss J., S. Govous, L. Eidese, C. Lammel, E. Greenberg, P. Edelmann, A. Sabraw. (1970). Regulatory mechanisms in the biosynthesis of α-1,4-glucans in bacteria and plants. Miami Winter Symposia, 1 : 122—138. — Sanwall G. G., J. Preiss. (1967). Biosynthesis of starch in *Chlorella pyrenoidosa*. II. Regulation of ATP. Arch. Bioch. Bioph., 118, 1. — Shihira-Ishikawa J., E. Hase. (1964). Nutritional control of cell pigmentation in *Chlorella protothecoides* with special reference to the degeneration of chloroplast induced by glucose. Plant a. Cell. Physiol., 5, 2. — Waldron J. C., K. T. Glasziou, T. A. Bull. (1967). The physiology of sugar cane. IX. Factors affecting photosynthesis and sugar storage. Aust. J. Biol. Sci., 18, 6. — Wolf F. T. (1967). Exogenous precursors of starch synthesis in the leaves of wheat seedlings. Z. Pflanzenphysiol., 57, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 VIII 1976.

SUMMARY

The presence of glucose in the incubation medium (concentrations from 0.0001% то 0.1%) did not decrease the photosynthesis intensity in cells of *Chlorella pyrenoidosa* Chick., strain 82, during 5 hours of experiment. The intracellular distribution of C^{14} uptaken during the photosynthesis has been studied. It was found that under the influence of glucose the increase of starch quantity in the chloroplast takes place, and the stocks of intermediate compounds of Kalvin cycle (triosophosphate, hexosomono- and -diphosphate) remain constant. The increase of labled diphosphates level in the cytoplasm is marked. The conclusion is made that the assimilating cell possesses regulatory mechanisms of discharging the chloroplast from the overbalance of intermediate photosynthesis products.

ТОМ 62 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1977, № 2

УДК 576.353 : 581.14 : 581.483

И. Д. Соколов, А. М. Бондаренко, А. П. Петров

ОРИЕНТАЦИЯ ФИГУР ДЕЛЕНИЯ И ДВИЖЕНИЕ ЯДЕР НА СВОБОДНОЯДЕРНОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЭНДОСПЕРМА НУКЛЕАРНОГО ТИПА

I. D. SOKOLOV, A. M. BONDARENKO, A. P. PETROV. ORIENTATION OF THE FIGURES OF DIVISIONS AND NUCLEAR MOVEMENTS AT THE FREE-NUCLEAR STAGE OF THE NUCLEAR TYPE ENDOSPERM DEVELOPMENT

В период клеткообразования и непосредственно перед ним фигуры деления располагаются чаще всего вдоль продольной оси эндосперма или косо; поперечная ориентация встречается реже. Фигуры деления располагаются обычно по длине участка цитоплазмы, непосредственно окружающего данную фигуру деления. Расположение ядер в эндосперме зависит от ориентации фигур деления и их движения. Можно выделить вращательные движения ядер и их перемещение друг относительно друга. В тех случаях, когда ядра не двигаются после их образования, в профазе следующего цикла делений они лежат в тех же местах, где сформировались в телофазе. При этом они сохраняют исходную сплюснутую форму, а хромосомы и ядрышки видны в тех же местах, где они располагались в телофазе.

В цитоэмбриологической литературе немало работ, посвященных изучению эндосперма. Однако в этих исследованиях отсутствуют подробные данные, касающиеся ориентации фигур деления и движения ядер на свободноядерной стадии развития эндосперма нуклеарного типа. Настоящая работа является попыткой такого изучения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы исследовали достаточно развитый (за 1—3 митотических цикла до начала клеткообразования) свободноядерный эндосперм, а также эндосперм, имеющий свободноядерные и клеточные зоны, у *Iris pumila* L., *I. pseudacorus* L. и *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ирисы выращивали в Донецком ботаническом саду АН УССР, арабидопсис — в лаборатории генетики Донецкого университета по описанной ранее методике (Петров и др., 1976). Семена и завязи фиксировали в смесях Навашина и Карнуа. Исследование проводили на тотальных (Петрова, 1968) и микротомных препаратах. Окрашивали их гематоксилином Эрлиха и по Фёльгену с подкраской эритрозином. Полисахариды выявляли с помощью реакции Шик. Фотографии сделаны с помощью микрофотонасадки МФН-12 на микроскопе фирмы Цейсс «Эрговал».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эндосперм на свободноядерной стадии представляет собой цитоплазматическую пленку с ядрами, окружающую большую центральную вакуолю (табл. I, *ж*, см. вклейку). Распределение ядер в ценоците неравномерное. Наиболее редко они расположены в средней части эндосперма, несколько плотнее — в микропилярной и наиболее плотно — в субхалазальной и халазальной (Соколов и др., 1974). В дальнейшем речь будет идти только о микропилярной, субхалазальной и средней частях эндосперма, т. е. о зонах, где митозы идут без значительных нарушений (Enzenberg, 1961; Соколов, Бондаренко, 1974).

Увеличение плотности расположения ядер сопровождается утолщением пленки эндосперма. В средней части эндосперма цитоплазма образует тонкий постенный слой, к которому относятся и местные скопления ее. В этих скоплениях, лучше всего видных на поперечных срезах (табл. I, *ж*), находятся ядра. В субхалазальной части толщина цитоплазматической пленки как в районе ядер, так и между ними приблизительно одинакова (табл. I, *е*). Ядра обычно бывают более или менее сплюснутой, дискообразной формы (табл. I, *в*—*д*).

Внутренняя поверхность цитоплазматической пленки эндосперма, граничащая с центральной вакуолей, в ряде случаев бывает неровной. Неровности представлены небольшими выростами и складками (табл. I, *а*).

В достаточно развитом свободноядерном эндосперме митозы распространяются волнообразно (табл. II, *б*, *в*, см. вклейку), причем волны делений перемещаются вдоль продольной, микропилярно-халазальной оси эндосперма (Петрова, 1968; Соколов и др., 1974).

Интерфазные ядра, а также фигуры деления в эндосперме исследованных видов располагаются неравномерно (табл. II, *а*—*в*). Во многих случаях эта неравномерность сильно выражена: некоторые ядра почти соприкасаются друг с другом, тогда как другие расположены на значительном расстоянии одно от другого (табл. II, *а*). В средней части эндосперма в случае близкого расположения ядер они находятся обычно в общем местном скоплении цитоплазмы.

Расположение интерфазных ядер обусловливается прежде всего ориентацией фигур деления; от нее зависит, в каком месте эндосперма окажутся телофатические ядра. Митозы в свободноядерном эндосперме происходят в плоскости эндоспермальной пленки, поэтому на тотальных препаратах, представляющих собой расправленные пленки, все фигуры деления видны сбоку и приблизительно в одной плоскости (табл. II, *б*, *в*). По отношению к направлению перемещения волны делений, совпадающему с микропилярно-халазальной осью эндосперма, фигуры деления располагаются по-разному (табл. II, *б*, *в*). Условно мы выделяли три различных расположения фигур деления: продольное, косое и поперечное. Продольным мы считали такое расположение фигуры деления, при котором продольная ось ее отклонялась от направления перемещения волны в ту или иную сторону не более чем на 22.5°, иначе говоря, когда направление продольной оси фигуры деления укладывалось в сектор с углом 45°. Точно так же для поперечного расположения фигуры деления выделялся сектор в 45°. Измерения расположения фигур деления производили на микрофотографиях с помощью специально размеченного круга, изготовленного из прозрачного материала.

При случайном расположении фигур деления отношение частот встречаемости различных расположений должно быть следующим: 1 продольное : 2 косых : 1 поперечное. Ориентация фигур деления нами подробно изучена в трех эндоспермах *Iris pseudacorus* и в пяти эндоспермах *I. pumila*. Всего исследовано 764 фигуры деления в метафазе — ранней телофазе. В семи эндоспермах из восьми наблюдалось достоверное отклонение от отношения 1 : 2 : 1 (см. таблицу). В этих эндоспермах общей тенденцией было увеличение по сравнению с теоретически ожидаемым количества фигур деления, ориентированных продольно, за счет фигур, ориентированных косо и поперечно. Объединив все данные, мы установили, что у *I. pseudacorus* отношение частот встречаемости было 88 : 100 : 64 (при случайном расположении фигур деления отношение должно быть 63 : 126 : 63), у *I. pumila* по общим для всех эндоспермов данным отношение частот встречаемости было 197 : 199 : 116 (при случайном расположении ожидалось отношение 128 : 256 : 128). Таким образом, в достаточно развитом свободноядерном эндосперме и в момент клеткообразования продольная ориентация фигур деления встречается чаще, чем это можно ожидать, если предположить случайную ориентацию фигур деле-

Ориентация фигур деления по отношению к продольной микропилярно-халазальной оси эндосперма в период клеткообразования и непосредственно перед ним

№ эндосперма	Количество фигур деления, ориентированных			χ^2
	продольно	косо	поперечно	
Iris pseudacorus				
1	22	32	20	1.6
2	42	50	28	6.6
3	24	18	16	11.9
Всего	88	100	64	15.3
Iris pumila				
1	35	40	15	54.5
2	36	39	32	8.1
3	25	21	15	13.8
4	60	56	38	17.7
5	41	43	16	13.6
Всего	197	199	116	51.0

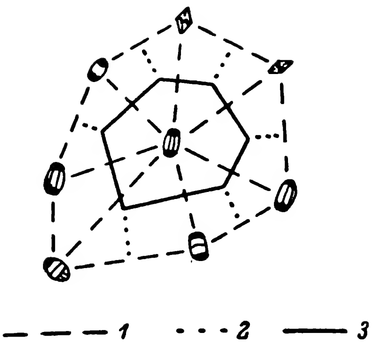
ния. Возможно, что это явление связано с преимущественным ростом эндосперма в длину.

Представляет интерес выяснение причин, определяющих ориентацию каждой фигуры деления. Давно известно, что в одноядерных клетках фигуры деления ориентируются вдоль наибольшего измерения клетки, хотя имеются и исключения из этого правила (Вильсон, 1940; Романов, 1955). Этому правилу подчиняются, в частности, клетки эндосперма на клеточной стадии развития. Что касается ценоцита, каковым является эндосперм на свободноядерной стадии, то здесь соотношение линейных размеров всего ценоцита не является причиной определенной ориентации каждой отдельной фигуры деления. Это и обусловливает возможность отмеченного выше разнообразия в расположении фигур деления.

Можно предположить, что ориентация каждой отдельной фигуры деления определяется соотношением линейных размеров цитоплазмы, контролируемой данным ядром, или (что почти то же самое) линейными размерами цитоплазмы, непосредственно окружающей ядро; можно далее попытаться проверить это предположение. В ценоците нет каких-либо структур, которые отделяют участки цитоплазмы, непосредственно окружающие ядро, поэтому выделение таких участков довольно условно и требует определенных допущений.

Известно, что при клеткообразовании клеточные пластинки формируются в экваториальных плоскостях фрагмопластов (Jungers, 1931; Соколов, Гераськова, 1974). Все многообразие нитчатых фигур, образуемых фрагмопластами, можно свести к различным сочетаниям элементарных треугольных фигур, в вершинах которых расположены телофатические ядра. При этом клеточные пластинки пересекают прямую линию, соединяющую центры двух любых ядер, входящих в состав треугольной фигуры, в ее средней части под прямым углом.

Из элементарной геометрии известно, что три перпендикуляра к сторонам треугольника, проведенные через их середины, пересекаются в одной точке. В большинстве случаев в эндосперме элементарные треугольные фигуры остроугольные. Точка пересечения трех указанных перпендикуляров в этих случаях находится внутри треугольников.



Построение многоугольника, ограничивающего участок цитоплазмы, окружающий одну из митотических фигур (схематический рисунок одного из участков микрофотографии табл. II, *в*).

1 — стороны (основания) треугольников, *2* — перпендикуляры к серединам оснований треугольников, *3* — границы (стороны) многоугольника.

После прохождения клеткообразования она соответствует точке, в которой соединены три клеточные пластинки, образуя типичную трехлучевую фигуру (Jungers, 1931; Соколов, Гераськова, 1974). Перпендикуляры к сторонам треугольников (в вершинах которых лежат соседние ядра), проведенные через середины сторон, Юнгерс считал линиями, где уравновешиваются влияния соседних ядер, а точку пересечения этих перпендикуляров он принимал за место, где встречаются влияния трех ядер. Многоугольник, ограниченный этими перпендикулярами, мы вслед за Юнгерсом принимали за участок цитоплазмы, контролируемый одним ядром, или, иначе говоря, за участок цитоплазмы, окружающий непосредственно данное ядро. На стадиях метафазы—ранней телофазы, когда полностью сформированных ядер нет, вершинами треугольников мы считали центры фигур деления (см. рисунок).

Разделив на микрофотографиях указанным способом цитоплазму на многоугольники, можно выяснить, насколько совпадают продольные оси фигур деления с наибольшим измерением этих многоугольников. Пример построения такого многоугольника приводится на рисунке, который является схематическим изображением фрагмента табл. II, *в*.

Как и в случае анализа расположения фигур деления по отношению к продольной оси эндосперма, по отношению к наибольшему измерению многоугольников можно выделить три различных расположения фигуры деления: продольное, косое и поперечное. При случайном расположении фигур деления отношение частот встречаемости различных расположений было бы 1 : 2 : 1. В действительности из 194 исследованных фигур деления 64 располагались продольно, 82 — косо и только 48 — поперек наибольшего измерения многоугольников, причем отклонение от отношения 1 : 2 : 1 является достоверным ($\chi^2=7.2$; $0.05 > P > 0.01$). Это отклонение связано с преобладанием фигур деления, ориентированных продольно.

Если для анализа взять только сильно вытянутые многоугольники (с относительной длиной, равной или больше 1.4), то корреляция ориентации фигуры деления с линейными размерами многоугольников становится еще более несомненной. Из 32 таких многоугольников в 19 фигуры деления располагались продольно, в 10 — косо и только в 3 — поперечно. При сравнении этого отношения с теоретически ожидаемым 1 : 2 : 1 (8.5 : 16.0 : 8.5) обнаруживается явное преобладание продольной ориентации фигур деления. Это отклонение является высокодостоверным ($\chi^2=20.5$, $0.001 > P$).

Таким образом, преобладание продольной ориентации фигур деления по отношению к наибольшему измерению многоугольников не вызывает сомнения. Эта коррелятивная связь выражена тем сильнее, чем более сильно вытянуты многоугольники. Очевидно, что описанная закономерность в принципе аналогична общей закономерности, характерной для одноядерных клеток, которая заключается в ориентации фигуры деления вдоль наибольшего измерения клетки.

Ясно, что по окончании митоза вновь сформированные ядра оказываются в таких местах эндосперма, которые определяются ориентацией фигур деления. Телофатические ядра имеют сплюснутую, дискообразную форму (табл. I, *в*). Эта форма соответствует эллипсоиду, размеры которого можно охарактеризовать тремя осями. Самая короткая ось, которую можно обозначить буквой *a*, совпадает с продольной осью фигуры деления; две более длинных оси имеют равную величину, причем одна из них *b* располагается в плоскости эндоспермальной пленки, а другая *c* перпендикулярна ей. У ирисов ядрышкообразующие хромосомы неравноплечие, и организаторы ядрышек расположены на коротких плечах этих хромосом. По этой причине в телофатическом ядре ядрышки появляются вблизи края ядра, противоположного тому, который обращен к сестринскому ядру (Соколов, Гераськова, 1974). В общем сестринские телофатические ядра бывают зеркально-подобными. Форма ядер впоследствии обычно мало меняется; по этой причине профатические ядра часто имеют такую же сплюснутую форму (табл. I, *г*, *д*).

Расположение ядер в интерфазе и к моменту их вступления в следующий митоз зависит от того, насколько сильно в дальнейшем они будут передвигаться. Можно выделить вращательные движения ядер и их перемещение друг относительно друга. О направлении вращения ядер мы судили на основании таких их особенностей, как сплюснутая форма и расположение ядрышек и хромосом. В движении ядер можно выделить два крайних случаях, и оба они, как и различные промежуточные, встречаются в эндосперме: 1) ядра сохраняют сплюснутую форму и почти не двигаются, вследствие чего не меняют своего расположения (табл. I, *г*); 2) ядра значительно перемещаются, следствием чего является сильная неравномерность в их расположении (табл. II, *а*).

В ядрах, которые в интерфазе и к моменту вступления в профазу сохранили исходную сплюснутую форму, ядрышки видны в тех же местах, где они образовались в телофазе (табл. I, *г*, *д*). Кроме того, в таких ядрах хромосомы возникают в профазе в тех же местах, где они исчезли в предыдущей телофазе. При этом в ядрах обнаруживаются два полюса: у одного находятся центромеры хромосом, у другого — свободные концы длинных плеч хромосом (табл. I, *г*, *д*). Это известный эффект Рабля—Бовери, который является одним из веских доказательств генетической и структурной преемственности хромосом (Вильсон, 1940; Прокофьева-Бельговская, 1966; Ковтунович и др., 1974; Ченцов, Поляков, 1974). Если движения ядер не происходило, то в интерфазе и профазе следующего цикла делений легко идентифицировать пары сестринских ядер (табл. I, *г*).

Если имеет место эффект Рабля—Бовери и в профазе наблюдаются характерные для телофатических ядер форма ядер и расположение ядрышек и в то же время нельзя обнаружить пары сестринских ядер (табл. I, *д*), то это связано с вращением телофатических и интерфазных сестринских ядер на больший или меньший угол вокруг оси *c*, т. е. в плоскости эндоспермальной пленки. Такой поворот характерен для телофатических ядер, обозначенных цифрами *3* и *4* (табл. I, *в*).

Углы, на которые поворачиваются ядра, бывают различными; это видно как при сравнении отдельных эндоспермов, так и в пределах одного эндосперма. В частности, некоторые телофатические ядра, изображенные на табл. I, *в*, уже повернуты от своего исходного положения, а профатические ядра другого эндосперма, изображенные на табл. I, *г*, — нет. Нередки случаи, когда в одном и том же эндосперме в нескольких фигурах деления вращения ядер не было, тогда как в соседних фигурах оно имело место. Очевидно, поворот ядер осуществляется за счет ротационного движения цитоплазмы.

Поворот ядер может происходить также вокруг двух других осей. В частности, ядро *1* (табл. I, *в*) повернулось примерно на 90° от своего исходного положения вокруг оси *b*. По этой причине на микрофотографии оно сильно отличается по форме от сестринского ядра. Фактически же оно сохранило ту же самую форму и тот же размер, что и сестринское ядро. Однако в то время как у ядра *2*, не претерпевшего поворота, одна из больших осей (ось *c*) приблизительно перпендикулярна плоскости пленки, у ядра *1* обе большие оси (*b* и *c*) располагаются после поворота в плоскости пленки.

Другим возможным объяснением этой картины могло бы быть округление одного из ядер, которое в той или иной мере происходит при переходе ядер в интерфазу. Но это объяснение здесь непригодно не только из-за отмеченного выше различия в расположении длинных и короткой осей ядер *1* и *2* и их равной величины. На табл. I, *в* волна делений распространяется справа налево. Принимая второе объяснение, необходимо допустить, что округлилось ядро, расположенное ближе к зоне анафаз, тогда как сестринское ядро, находящееся ближе к зоне интерфаз, еще сохранило исходную форму. Между тем это противоречит известному факту: телофатические преобразования хромосом происходят быстрее в сестринском ядре, находящемся ближе к той части эндосперма, от которой распространяется волна делений (Jungers, 1931; Соколов, 1974).

Поворот ядер вокруг оси *b* приводит к тому, что ядрышки интерфазных ядер представляются распределенными беспорядочно (табл. II, *а*). В этом случае в последующей профазе на тотальных препаратах практически невозможно обнаружить эффект Рабля—Бовери и закономерное расположение ядрышек. Хромосомы и ядрышки в профатических ядрах в этом случае кажутся распределенными беспорядочно.

Как уже указывалось, интерфазные ядра в средней части эндосперма обычно имеют сплюснутую форму, причем короткая ось бывает перпендикулярна плоскости эндоспермальной пленки. В свете изложенного есть основания считать, что это может быть следствием поворота на 90° телофатических ядер вокруг оси *b*, как это произошло с ядром *1* (табл. I, *в*).

Вращение ядер в еще одной плоскости, перпендикулярной плоскости пленки, т. е. вокруг короткой оси *a*, не приводит к заметным изменениям. По этой причине обнаружить такое вращение на фиксированном материале затруднительно.

Разумеется, приведенные данные не исключают возможности некоторого изменения формы ядер, а также расположения в ядрах хромосом и ядрышек. Однако они позволяют утверждать, что в свободноядерном эндосперме в период между митозами такие изменения не бывают сильными.

Из рассмотрения табл. II, *а* становится несомненным, что, помимо вращательных движений, ядра могут также перемещаться в ценоците, в результате чего некоторые из них сильно сближаются, а другие удаляются друг от друга. Однако поскольку здесь невозможно идентифицировать сестринские ядра, нельзя установить пути движения ядер. Это удается сделать лишь в особых случаях для некоторых ядер (табл. II, *б*). В этом эндосперме в предшествовавшей волне делений закладывались клеточные пластинки, однако не образовались полностью отграниченные клетки (Соколов и др., 1974). В фрагменте эндосперма, о котором идет речь (табл. II, *б*), имеется неполностью сформировавшаяся клетка, отграниченная почти со всех сторон. В этой «клетке» в телофазе предшествовавшего цикла делений находилось ядро. Его расположение можно установить, зная закономерности заложения клеточных пластинок (Jungers, 1931; Соколов, Гераськова, 1974). Для этого достаточно найти точку пересечения перпендикуляров к серединам двух четко видимых границ клетки.[1] В результате в общих чертах можно установить путь перемещения ядра, отмеченный на табл. II, *б* стрелкой. По-видимому, причиной таких перемещений является движение цитоплазмы.

Наблюдения над движением ядер в свободноядерном эндосперме не согласуются с мнением Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1954), согласно которому места их расположения в свободноядерном эндосперме обусловливаются взаимным отталкиванием. Это отталкивание Герасимова-Навашина (1957) рассматривает как одну из всеобщих клеточных закономерностей, действие которой прекращается лишь с образованием клеточной перегородки или достаточно крупной вакуоли между ядрами. С точки зрения концепции отталкивания невозможно объяснить, почему некоторые ядра сильно сближаются, а другие удаляются друг от друга (табл. II, *а*). Эта концепция непригодна также для объяснения вращательных движений ядер. Заметим, что перемещение ядра, изображенное стрелкой на табл. II, *б*, происходит в направлении, которого нельзя ожидать исходя из представлений об отталкивании ядер. Представленная здесь клетка отграничена почти со всех сторон, и ее ядро с этих сторон не должно испытывать отталкивания. На самом деле ядро движется в направлении выхода из «клетки» и покидает ее (табл. II, *б*). Показано, что концепция взаимного отталкивания ядер как причины их движения в развивающемся зародышевом мешке также не согласуется с конкретным ходом распределения ядер (Романов, 1970).

---

[1] При этом принимается, что границы клетки не изменили своего расположения после их заложения, что, по-видимому, не совсем верно. Однако ошибка, связанная с этим предположением, не может быть настолько большой, чтобы сказаться на выводах.

ЛИТЕРАТУРА

Вильсон Э. (1940). Клетка и ее роль в развитии и наследственности. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение, его природа и происхождение. Докт. дисс., Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. Пробл. бот., 3, 125. — Ковтунович Н. Г., А. Г. Кнорре, Г. Ф. Филимонова. (1974). Строение интерфазного ядра в связи с генетической преемственностью хромосом. Архив анатомии, гистол. и эмбриол., 66, 4. — Петров А. П., В. А. Плотников, Л. И. Прокопенко. (1976). Почвенная культура *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и задача минимизации паратипических варианс. Генетика, 12, 2. — Петрова Т. Ф. (1968). Цитоэмбриологическое исследование *Lilioideae*. Автореф. канд. дисс., Л. — Прокофьева-Бельговская А. А. (1966). Материальные основы наследственности. В кн.: Актуальные вопр. соврем. генетики. — Романов И. Д. (1955). Эмбриологические исследования хлопчатника. — Романов И. Д. (1970). Движения ядер при развитии зародышевого мешка у *Solanum virgultorum* (Bitt.) Card. et Hawkes. Бот. ж., 55, 11. — Соколов И. Д. (1974). Различия в продолжительности митотических преобразований хромосом в эндосперме ириса. Цитология, 16, 1. — Соколов И. Д., А. М. Бондаренко. (1974). Аномальные митозы в эндосперме двух видов ирисов. Цитология, 16, 12. — Соколов И. Д., Т. Н. Геразькова. (1974). Клеткообразование в эндосперме *Iris pseudacorus* L. Бот. ж., 59, 5. — Соколов И. Д., А. П. Петров, Ю. П. Крамаренко. (1974). Динамика клеткообразования в эндосперме *Iris pseudacorus* L. и *I. pumila* L. Бот. ж., 59, 11. — Ченцов Ю. С., В. Ю. Поляков. (1974). Ультраструктура клеточного ядра. — Enzenberg U. (1961). Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Oesterreich. Bot. Zeitschr., 103, 3. — Jungers V. (1931). Figures caryocinetiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'Iris. Cellule, 40, 3.

Донецкий
государственный университет.

Получено 4 II 1975.

SUMMARY

At the period of cell formation and immediately before it the figures of division arrange most often along the longitudinal axis of the endosperm, or obliquely. Transversal orientation of the figures of divisions are seldom met with.

The arrangement of the nuclei in endosperm depends both on orientation of the figures of divisions and on the following movements of the nuclei. One may distinguish revolving of the nuclei and their relative movements — one against another. Sometimes prophase nuclei are located at the same places where they had been formed in telophase of the previous cycle of division. At the same time they keep their initial flattened form and their chromosomes and nucleoli are placed in those places where they were arranged in telophase.

УДК (083.74)001.4 : 582.26

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ДЛЯ СТАНДАРТИЗАЦИИ ТЕРМИНОЛОГИИ И ДИАГНОЗОВ ПО ДИАТОМОВЫМ ВОДОРОСЛЯМ

PROPOSALS FOR A STANDARDIZATION OF DIATOM TERMINOLOGY AND DIAGNOSES

В последние годы были достигнуты значительные успехи в нашем познании кремнеземных компонентов панциря диатомей. Это обусловлено главным образом применением сканирующего электронного микроскопа. Найдены новые структуры, а наши представления об уже известных структурах значительно обновились. Успехи вызвали необходимость ввести ряд новых терминов. Кроме того, несколькими авторами были сделаны попытки модернизировать традиционную терминологию.

На Третьем Симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям в Киле [1] была создана рабочая группа для стандартизации терминологии кремнеземных частей у диатомей. Эту рабочую группу составили Г. А. Фрикселл (G. A. Fryxell), Г. Р. Хасле (G. R. Hasle) — председатель, И. В. Макарова, Р. Росс (R. Ross), Р. Симонсен (R. Simonsen) и Х. А. Штош (H. A. v. Stosch). Во время встречи на Симпозиуме члены группы достигли соглашения по большей части затронутых проблем. После Симпозиума работа была продолжена путем переписки между членами рабочей группы и другими специалистами; помощь в работе в качестве консультантов оказали также Р. М. Кроуфорд (R. M. Krawford), Ж. Герлоф (J. Gerloff), П. Е. Харграве (P. Hargraves), Н. И. Хенди (N. I. Hendey) и А. Саурниа (A. Sournia). Их сотрудничество и вклад в эту важную работу высоко оценены.

Параллельно с рабочей группой по терминологии была создана вторая группа, задачей которой была разработка стандартизированных диагнозов по диатомовым водорослям. Членами этой рабочей группы стали Г. В. Эндрю (G. W. Andrews) — председатель, Г. Р. Хасле, Р. Симонсен и Н. И. Стрельникова. Большая часть этой работы была выполнена во время Симпозиума. Последовательность в описании, предложенная для диагнозов, — это не только шаг к стандартизации: эти материалы могут служить также справочным списком для того, чтобы авторы при описании диатомей не забывали некоторых деталей.

Результаты работы было решено опубликовать без указания авторов. Рабочие группы не будучи официальным органом не могут настаивать на применении нижеприведенной терминологии и диагнозов. Но мы настоятельно рекомендуем диатомистам использовать преимущества сделанных здесь предложений; они являются результатом большой работы и продолжительных дискуссий, которые примирили существовавшие ранее разногласия.

Примечание. Эти предложения по унификации терминов опубликованы в «Beihefte zur Nova Hedwigia», № 53, 1975 : 323—354. Прилагаемый в конце словарь терминов (Приложение II) первоначально было намечено опубликовать на пяти языках, включая и русский. Но ввиду отсутствия славянского шрифта русский вариант терминов не был включен в вышеназванное издание. В связи с этим мне, И. В. Макаровой, как члену рабочей группы, принимавшей участие в разработке этой унифицированной терминологии, было предложено сделать перевод на русский язык и опубликовать его. Большую поддержку и помощь в осуществлении настоящей публикации оказали редактор «Трудов» доктор Симонсен (R. Simonsen) и издатель Крамер (J. Cramer), за что я выражаю им свою искреннюю признательность.

---

[1] Третий Симпозиум состоялся 9—13 IX 1974 в ФРГ.

Терминология для кремнеземных компонентов панциря диатомовых водорослей

Рабочая группа по терминологии сознает, что предлагаемая терминология не является исчерпывающей и по мере изучения новых видов с помощью электронного микроскопа возникнет необходимость ввести дополнительные термины. Дальнейшие исследования могут также показать, что некоторые из предложенных терминов являются не совсем подходящими. В соответствии с этим предлагается создать дополнительную рабочую группу на следующем Симпозиуме для ревизии терминологии и опубликовать ее решение в трудах Симпозиума.

I. Типы клеток.

А. **Ауксоспора:** клетка, возникшая в результате полового слияния или автогамии (т. е. зигота) или образовавшаяся чисто вегетативным путем, которая увеличивается до максимального размера. Ее стенка отличается от стенки нормального панциря и не имеет специализированной структуры. **Инициальная клетка:** клетка, образовавшаяся из ауксоспоры путем формирования створок, которые обычно отличаются морофологически от створок нормальной вегетативной клетки.

1. **Свободная ауксоспора:** ауксоспора, не находящаяся в прямой связи с материнской клеткой. *Lithodesmium undulatum* Ehrenb. (рис. 1).
2. **Конечная ауксоспора:** ауксоспора на конце материнской клетки. *Rhizosolenia alata* Brightw. (рис. 2).
3. **Боковая ауксоспора:** ауксоспора, возникающая из пояска материнской клетки. Ее центральная ось направлена поперек или косо по отношению к центральной оси материнской клетки. *Rhizosolenia shrubsolei* Cleve (рис. 3).
4. **Интеркалярная ауксоспора:** ауксоспора с эпи- и гипотекой материнской клетки или с ее прикрепленными остатками (пояски обычно отламываются более или менее полностью во время роста ауксоспоры). *Melosira varians* Agardh (рис. 4).
5. **Полуинтеркалярная ауксоспора:** ауксоспора, прикрепленная с одной стороны к одной теке материнской клетки, с другой — свободная или находящаяся в связи со второй ауксоспорой. *Odontella regia* (Schultze) Simonsen (рис. 5).

Б. **Вегетативная клетка:** клетка, образовавшаяся в результате митоза. Ее клеточная стенка в целом является **панцирем.** Оси и плоскости симметрии билатерального панциря (рис. 6) следующие:

продольная ось (*А*)	**створковая плоскость** (*а*)
первальварная ось (*Б*)	**продольная плоскость** (*б*)
поперечная ось (*В*)	**поперечная плоскость** (*в*)

Если симметрия не двусторонняя, то имеются только центральная ось и створковая плоскость.

В. **Покоящаяся спора:** специализированные клетки, образованные в цепочках из четырех или двух клеток, или одиночные в результате равных или неравных делений клетки, а также вследствие митоза; имеющие сильно окремнелые стенки, обычно отличающиеся структурой от вегетативной клетки и состоящие из двух створок; поясок в большинстве случаев отсутствует.

Первичная створка: створка, образующаяся первой; **вторичная створка:** створка, образующаяся второй. Эти две створки могут быть сходны или различаться по структуре.

1. **Экзогенная покоящаяся спора:** зрелая покоящаяся спора, ни полностью, ни даже частично не включенная в материнский панцирь. *Detonula confervaceae* (Cleve) Gran (рис. 7).
2. **Полуэндогенная покоящаяся спора:** одна створка зрелой покоящейся споры включена в материнскую клетку, другая свободная. *Stephanopyxis turris* (Grev.) Ralfs (рис. 8).
3. **Эндогенная покоящаяся спора:** зрелая покоящаяся спора, которая полностью находится внутри материнской клетки. *Chaetoceros compressus* Laud. (рис. 9).

II. Компоненты панциря.

Панцирь: эпитека+гипотека, или
эпивальва+поясок всего панциря+гиповальва (рис. 10).

а. **Эпитека:** эпивальва+поясок эпивальвы (рис. 11).

б. **Гипотека:** гиповальва+поясок гиповальвы.

А. **Створка:** одна из двух противоположных дистальных плоскостей панциря, более или менее плоская или выпуклая. (Примечание: мы предостерегаем от употребления «калиптра» для специальной створки у *Rhizosolenia*).

1. **Очертание створки:** (для описания терминов см.: Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology, 1962, часть описания имеется у Стирна (Stearn, 1973, рис. 19. Термины, не приведенные здесь, можно найти у Hendey, 1964, рис. 2).
2. **Загиб створки:** краевая часть створки, отличающаяся наклоном, иногда также структурой (рис. 12).
3. **Поверхность створки:** часть створки, окруженная загибом створки (рис. 12).
4. **Выпуклость:** поднятая часть стенки створки, не выступающая вбок за край створки, несущая на себе какую-нибудь специальную структуру; иногда имеет ту же структуру, что и створка. *Biddulphia biddulphiana* (J. E. Smith) Boyer (рис. 13). (Обычно образуется в результате прямого сжатия цитоплазмы с последующим отложением кремния). Специальный случай: **рог:** длинная и узкая выпуклость. *Hemiaulus polycystinorum* Ehrenb. (рис. 14).
5. **Щетинка:** полый вырост, выступающий за пределы края створки; структура ее иная, чем у створки. **Конечные щетинки:** щетинки конечной клетки колонии. (Отверстие между створками соседних клеток в колонии называется **апертурой,** или окном. *Chaetoceros* Ehrenb. (рис. 15).
6. **Краевой гребень:** гребень между лицевой поверхностью створки и ее загибом, непрерывный или прерывистый, перфорированный или сплошной. *Lithodesmium* Ehrenb. *Ditylum* L. W. Bayley (рис. 17), *Eunotogramma weissei* Ehrenb., *Rattrayella oamaruensis* (Grun.) De Toni, *Biddulphia tuomeyi* J. W. Bayley (рис. 16).
7. **Гиалиновые участки:** поля, где базальный кремнеземный слой не пронизан ареолами или точками. У пеннатных диатомей имеются следующие типы гиалиновых участков:
   а. **Осевое поле:** гладкий участок вдоль продольной оси створки. Употребление термина «ложный шов» для этой структуры у бесшовных диатомей нецелесообразно.
   б. **Центральное поле:** расширенная или иным образом отличающаяся часть осевого поля на середине его длины. Центральное поле в виде гиалиновой полоски, расширенной поперек створки, т. е. трансапикально, называется **попереч-**

ная полоса (см. 14а — текст ниже для ставроса, отличающегося структурой).

в. **Боковое поле:** продольное продолжение расширенного центрального поля, которое разделяют штрихи (*Naviculae lyratae*).

8. **Киль:** вершина гребня, несущая шов у тех представителей *Pennales*, створки которых находятся под отчетливым углом ко шву. *Amphiprora* Ehrenb., *Nitzschia* Hassall, *Surirella* Turpin, *Tropidoneis* Cleve (рис. 38).

9. **Ребро:** вытянутое сплошное утолщение створки. *Triceratium pentacrinus* (Ehrenb.) Wall. Специальные случаи:

а. **Псевдосепта:** мембранное ребро на внутренней стороне створки, перпендикулярное плоскости створки. *Biddulphia biddulphiana* (J. E. Smith) Boyer (рис. 13), *Stauroneis* Ehrenb. (рис. 18, *а*), *Eunotogramma weissei* Ehrenb. (рис. 18, *б*), *Denticula* Kütz.

б. **Воротничок:** выступающее перепончатое крыло на внешней стороне створки. *Melosira nummuloides* (Dillw.) Agardh (рис. 19).

10. **Складка:** внутренняя складка стенки створки. *Hemiaulus capitatus* Grev. (рис. 20). Специализированная складка у некоторых *Melosira* spp. называется **борозда**. *M. ambigua* (Grun.) O. Müller (рис. 21).

11. **Стигма:** перфорация в базальном кремнеземном слое у шовных пеннатных вблизи центрального узелка с незамкнутым наружным отверстием, а в некоторых случаях с приподнятым и завернутым краем, губчатой или трещиноватой структурой внутри. *Didymosphenia* M. Schmidt (рис. 22).

12. **Продольные и краевые участки:** поля, отличающиеся по рисунку от остальной структуры створки.

а. **Ложный глазок:** участок ареол меньших размеров по сравнению с ареолами на основной части створки. *Biddulphia* Gray, *Trigonium* Cleve (рис. 23).

б. **Глазок:** кремнеземная пластинка, обычно с утолщенным бесструктурным краем, пронизанная тесно расположенными отверстиями (**пореллами**). *Odontella* Agardh (рис. 24), *Auliscus* Ehrenb. (рис. 25), *Synedra* Ehrenb. (рис. 26), *Striatella* Agardh. (Примечание: у пеннатных диатомей пореллы обычно группируются в продольные ряды, у центрических они радиальные, концентрические или нерегулярные).

в. **Ложный узелок:** краевая или прикраевая структура, всегда одиночная (т. е. одна) на створке, иногда **ареолированная** (*Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust., рис. 27), иногда имеет **оперкулум** (рис. 28), иногда **блестящая** (*Roperia tesselata* (Rop.) Grun., рис. 29).

13. **Выросты:** выступы с гомогенными кремнеземными стенками.

а. **Щелевидный вырост (двугубый):** трубка, проходящая сквозь стенку створки, иногда заканчивающаяся снаружи только отверстием, с внутренней стороны створки трубка обычно уплощена и заканчивается удлиненной щелью, часто окруженной двумя губами. *Lauderia* Cleve, *Actinocyclus* Ehrenb. и др. (рис. 30, 31). Специальные типы: **периплектон** (например у *Rutilaria* Grev., рис. 32), системы шва (см. ниже).

б. **Замкнутый вырост:** полая трубка, закрытая на одном конце. *Thalassiosira angstii* (Gran) Makarova (рис. 33). (Примечание: до настоящего времени действительно открытые трубки не наблюдались).

в. **Подпертый вырост:** трубка, проходящая сквозь стенку створки, окруженная 2—5 камерами или порами (**сопутствующие поры**, или **камеры**), отделенными внутри изогнутыми подпорками (стойками), часто со слизистыми тяжами, выходящими из наружной части трубок. *Thalassiosiraceae* (рис. 34).

г. **Шип:** закрытая или сплошная структура, выступающая снаружи из стенки панциря. *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenb.) Cleve, *Corethron* (рис. 35, 36).

1. **Шипик:** очень маленький шип.
2. **Гранула:** маленький округлый выступ на поверхности створки.
3. **Соединительный шип:** взаимосомкнутый шип, который соединяет панцири в цепочки. *Hemiaulaceae* (рис. 20).

14. **Шов:** удлиненная щель или две щели в стенке створки. Когда имеются две щели, они разделены **центральным узелком.** Расширения щели у центрального узелка и у апикального конца называются соответственно **центральной и конечной порой.** Щель шва в поперечном разрезе имеет вид лежащей буквы V в ее части или по всей ее длине; в этом месте она наиболее узкая и две ее части называются **внутренней и наружной щелью** (рис. 37, *б*).

а. Система навикулоидного шва. К терминологии этой части относится рис. 37. Конечная пора с внутренней стороны является **конечным узелком,** она может иметь **конечную щель** на наружной стороне и воронкообразное тело (**воронку**) на внутренней стороне. Центральный узелок, который расширен в поперечном направлении и почти или полностью достигает конца створки, называется **ставросом.**

б. Система каналовидного шва: шов с трубковидным проходом, расположенным вдоль внутренней стороны и отделенным от остальной внутренней полости панциря кремнеземными элементами (**фибулами**); пространство между ними называется **промежутками.** Раньше фибулы часто называли килевыми точками, но в данном случае последний термин не подходит (рис. 38).

Б. **Поясок:** часть панциря между эпивальвой и гиповальвой, состоящая из поясквого ободка эпитеки+поясквого ободка гипотеки (рис. 10).

1. **Поясок теки** (поясковый ободок): часть пояска, связанная с одной из створок (рис. 11).
2. **Ободок, или сегмент:** элемент пояска панциря (рис. 39).

а. **Вставочный ободок:** элемент пояска теки, непосредственно примыкающий к створке и отличающийся по структуре или форме от дистальных элементов. Особый случай: **створковый ободок (valvocopula)** — элемент, смежный со створкой.

б. **Соединительный ободок:** элемент пояска теки, дистальный по отношению к вставочному ободку; любой элемент, когда отсутствуют вставочные ободки.

3. **Грань:** соединение между створкой и пояском теки или между элементами пояска теки.

В. **Кратикула:** структура из крепких кремнеземных пластин, иногда образующихся внутри створки некоторых видов *Pennales. Navicula cuspidata* Kütz. (рис. 40).

III. Тонкая структура кремнеземной стенки клетки.

А. **Базальный кремнеземный слой:** слой, образующий основную структуру различных компонентов панциря (рис. 41, 42).

Б. **Штрихи:** ряды ареол, точек или альвеол.

1. **Пунктирные штрихи:** штрихи, состоящие из рядов элементов (**точек**) неизвестной структуры (используйте термины ареола, пороид или локула, когда структура достаточно известна).
2. **Альвеолярные штрихи:** штрихи, состоящие из альвеол.

В. **Ареола:** регулярно повторяющиеся отверстия в базальном кремнеземном слое, которые обычно закрывает велум (см. ниже).

   1. **Пороидная ареола:** ареола, постепенно суженная на одной поверхности створки. *Triceratium antediluvianum* (Ehrenb.) Grun. (рис. 42).
   2. **Локулярная ареола:** ареола, заметно суженная на одной поверхности створки и закрытая велумом на другой; проход через сужение на поверхности, противоположной велуму, является **отверстием**. *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenb. (рис. 43). Две структуры имеют общую форму локул, но возможно негомологичную. Это:
   3. **Псевдолокулярная ареола:** камера, образующаяся на наружной стороне базального кремнеземного слоя путем расширения дистальных частей анастомозных или сетчатых ребер. *Triceratium favus* Ehrenb.
   4. **Альвеола:** удлиненная камера, выходящая из осевой или центральной части створки к краю, открывающаяся на внутренней стороне панциря большим отверстием, с перфорированным слоем снаружи. *Pinnularia*, *Cyclotella*.

Г. **Велум** (ситовидная мембрана): тонкий перфорированный слой кремнезема, закрывающий ареолу.

   1. **Сито** (крибрум): велум, перфорированный регулярно расположенными порами. *Triceratium antediluvianum* Ehrenb. (рис. 44, *а*).
   2. **Рота:** велум, состоящий из бруска, расположенного поперек ареолы, или из нескольких радиальных брусков, в обоих случаях с расширенной площадкой в центре; иногда без нее. *Triceratium shadboltianum* Grev. (рис. 44, *б*).
   3. **Вола:** один из элементов велума, который состоит из ряда отдельных элементов, выступающих из стенки ареолы. *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail. (рис. 44, *в*).

Д. **Проход:** отверстие, соединяющее одну локулярную ареолу с другой.

Е. **Буллула:** пузыреобразная пустота в базальном кремнеземном слое среди хорошо разделенных ареол с тонкими стенками. *Aulacodiscus reticulatus* Pant. (рис. 45).

Ж. **Гипокауст:** вытянутая полость в основном кремнеземном слое между хорошо разделенными ареолами с тонкими стенками.

Система составления диагнозов диатомей

Эта система стандартных диагнозов таксонов диатомовых водорослей предназначена для авторов, которые описывают эти водоросли. Все диагнозы должны быть согласованы с Международным кодексом ботанической номенклатуры. Для новых видов современных диатомовых, кроме латинских диагнозов, должны быть составлены диагнозы еще на одном из трех языков МКБН. Для новых видов ископаемых диатомей диагнозы следует писать на одном из языков МКБН.

Предлагается следующий порядок составления диагнозов таксонов диатомей с учетом того, что не все пункты могут быть необходимы.

I. Панцирь
   А. Вид с пояска, длина по оси клетки
   Б. Протопласт: например, форма и число хлоропластов
   В. Тип роста: например, одиночные или колониальные
II. Поясок
   А. Форма ободков
   Б. Ареолированность или штриховка ободков
   В. Частота или число ободков
III. Створка
   А. Очертание (см. II А 1 терминологической части)
   Б. Форма
   В. Размеры
      1. Длина створки (или диаметр)
      2. Ширина створки

Г. Структура створки
1. Относительные размеры и форма полей
2. Ареолированность или штриховка
   а. Форма ареол
   б. Расположение (рис. 47, 48)
   в. Специальные особенности
   г. Частота ареол. Рекомбинации: у центрических диатомей число ареол должно измеряться по радиусу близ центра створки и тангенциально близ края. Частота должна приводиться как число ареол в 10 мкм (рис. 46). У пеннатных диатомей число поперечных штрихов надо измерять вдоль края в середине створки (рис. 46). Дополнительные измерения могут быть сделаны и вблизи концов. Элементы штриха следует измерять в средней части створки.
3. Продольные или краевые участки: например, глазки, ложные глазки и ложные узелки.
4. Выросты
   а. Щелевидные (двугубые выросты): положение, форма, частота или число
   б. Подпертые выросты: положение, форма, частота или число
   в. Шипы: положение, форма, частота или число
   г. Шов: положение, структура
5. Специальные структуры: например, стигма, ребра, краевые гребни и т. д.

IV. Размножение: например, тип формирования ауксоспор
V. Покоящиеся споры: например, структура, тип формирования
VI. Экология и распространение во времени и в пространстве

ЛИТЕРАТУРА

Hendey N. I. (1964). *Bacillariophyceae* (Diatoms). In: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters, V : 1—317. Fishery Invest. ser. IV, London. — Stearn W. T. (1973). Botanical Latin. 2-d ed. David & Charles, Newton Abbott : 1—566. — Systematics Association Committee for Descriptive Terminology (1962). Terminology of simple symmetrical plane shapes. Taxon 11 : 145—156, 245—247.

Перевод И. В. Макаровой.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова, АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1976.

ПРИЛОЖЕНИЕ I

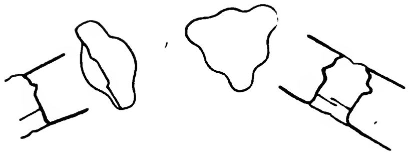


Рис. 1. Свободная ауксоспора, *слева* — вид с пояска с первой инициальной створкой, *справа* — вид со створки. *Lithodesmium undulatum*. Ориг. (H. v. Stosch).

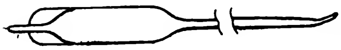


Рис. 2. Конечная ауксоспора, первая инициальная створка, образовавшаяся внутри ауксоспоры и разрывающая ее стенку. *Rhizosolenia alata* (по F. Schütt).

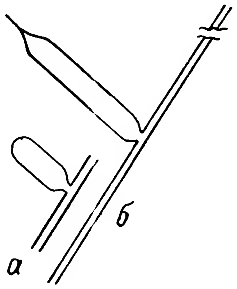


Рис. 3. Боковая ауксоспора. *Rhizosolenia shrubsolei* (по G. Drebes).

а — ауксоспора; б — дистальная часть сброшенной стенки ауксоспоры, замещенная первой инициальной текой.

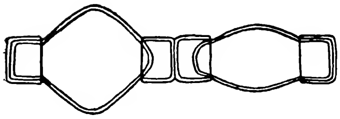


Рис. 4. Интеркалярная ауксоспора. *Melosira varians* (по F. Schütt).

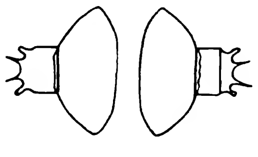


Рис. 5. Полуинтеркалярная ауксоспора. *Odontella regia* (по F. Schütt).

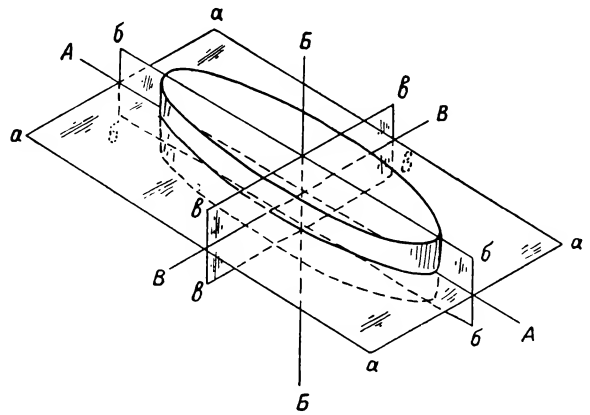


Рис. 6. Оси и плоскости симметрии (по N. I. Hendey).

А — продольная ось, Б — первальварная ось, В — поперечная ось, а — створковая плоскость, б — продольная плоскость, в — поперечная плоскость.

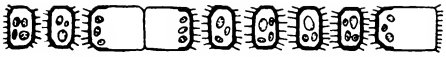


Рис. 7. Экзогенная покоящаяся спора. *Detonula confervaceae* (по Ettl и др.).

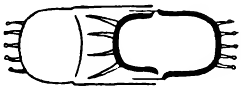


Рис. 8. Полуэндогенная покоящаяся спора. *Stephanopyxis turris*. Ориг. (H. v. Stosch).

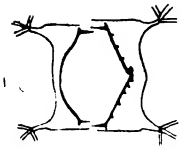


Рис. 9. Эндогенная покоящаяся спора. *Chaetoceros compressus* (по Ettl и др.).

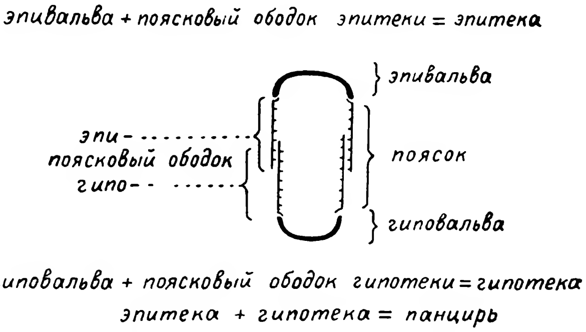

эпивальва + поясковый ободок эпитеки = эпитека
эпивальва
эпи-
поясковый ободок
гипо-
поясок
гиповальва
гиповальва + поясковый ободок гипотеки = гипотека
эпитека + гипотека = панцирь

Рис. 10. Компоненты панциря. Ориг. (H. v. Stosch).

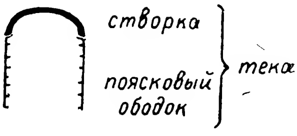


Рис. 11. Компоненты теки. Ориг. (H. v. Stosch).

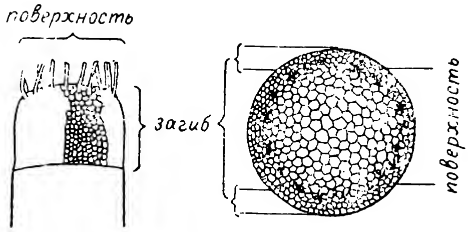


Рис. 12. Поверхность створки и загиб створки. *Stephanopyxis* (по E. Cupp).

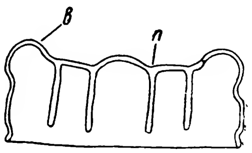
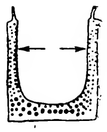


Рис. 13. Выпуклость (*в*), внутреннее ребро (*п* — псевдосепта), оптическое сечение створки. *Biddulphia biddulphiana*. Ориг. (R. Ross).

Рис. 14. Рог. *Hemiaulus* (по A. Schmidt).



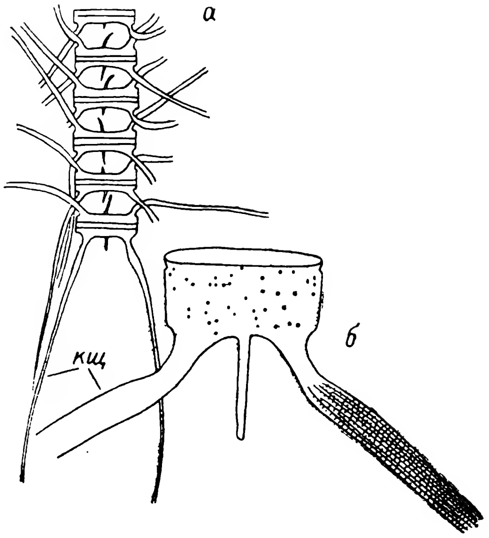
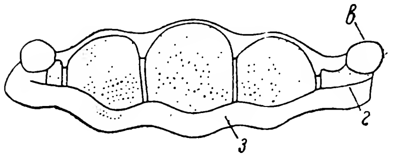


Рис. 15. Щетинка, окно, конечная щетинка (*кщ*) у *Chaetoceros atlanticus*. *а* — по F. Hustedt, *б* — ориг. (G. Hasle).

Рис. 16. Краевой гребень (*г*), загиб (*з*), выпуклость (*в*). *Biddulphia tuomeyi*. Ориг. (R. Ross).



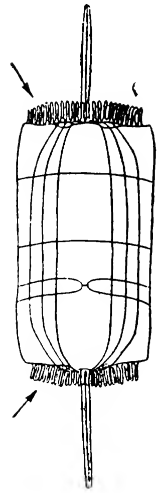


Рис. 17. Краевой гребень. *Ditylum brightwellii* (по F. Hustedt).

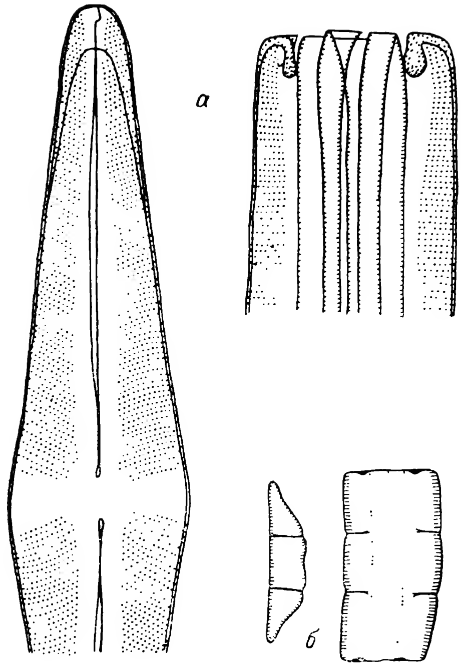


Рис. 18. Псевдосепта (по F. Hustedt).

а — *Stauroneis*, *б* — *Eunotogramma*.

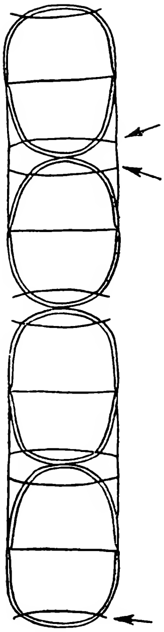


Рис. 19. Воротничок. *Melosira nummuloides* (по F. Hustedt).

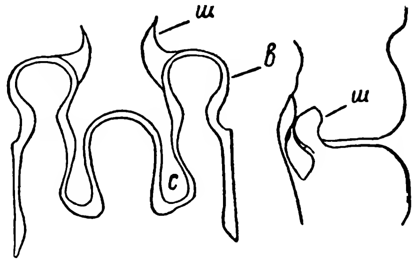


Рис. 20. Складка (*с*), выпуклость (*в*), соединительный тип (*ш*). *Hemiaulus capitatus* (по R. Ross).

Слева — оптическое сечение створки.

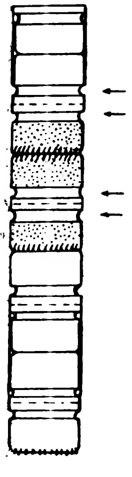


Рис. 21. Борозда. *Melosira ambigua* (по F. Hustedt).

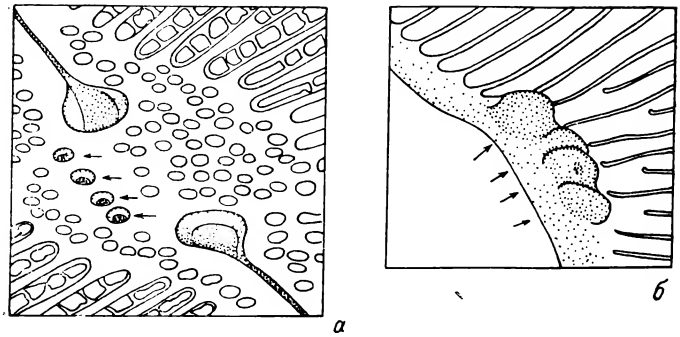


Рис. 22. Стигма. *Didymosphenia*. Ориг. (G. Hasle).
а — наружная, *б* — внутренняя поверхность.

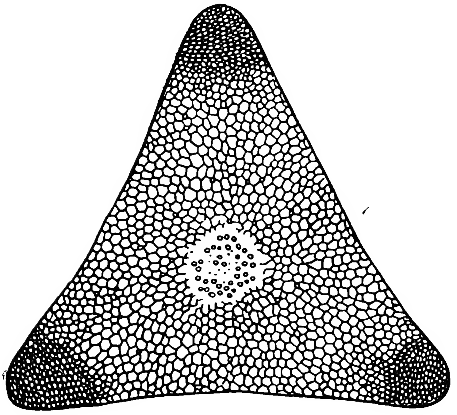


Рис. 23. Ложный глазок. *Trigonium* (по F. Hustedt).

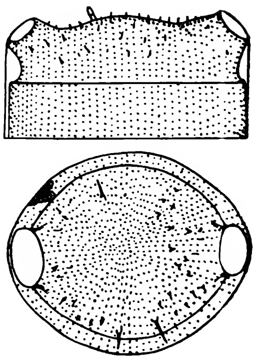


Рис. 24. Глазок. *Odontella* (по F. Hustedt).

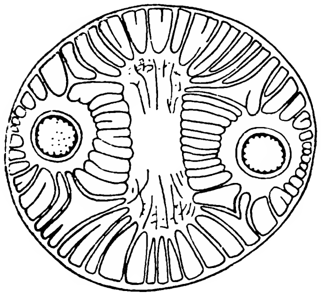


Рис. 25. Глазок. *Auliscus* (по F. Hustedt).

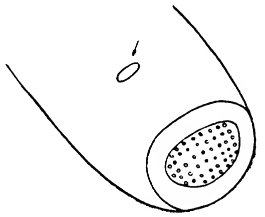


Рис. 26. Глазок с пореллами, окруженный утолщенным краем.

Конец створки с наружной стороны, заметно наружное отверстие щелевидного (двугубого) выроста (*стрелка*). *Synedra tabulata*. Ориг. (G. Hasle).

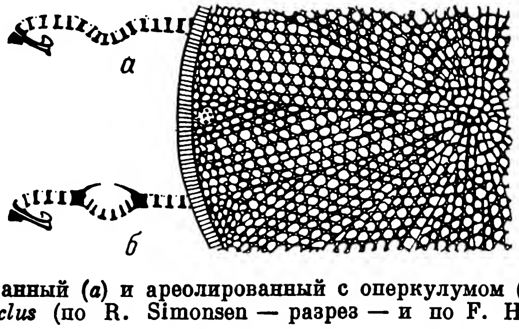


Рис. 27. Ареолированный (*а*) и ареолированный с оперкулумом (*б*) ложный узелок. *Actinocyclus* (по R. Simonsen — разрез — и по F. Hustedt).

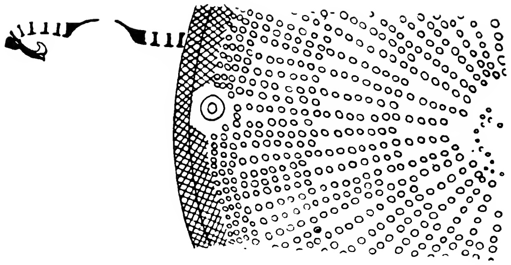


Рис. 28. Оперкулированный ложный узелок. *Actinocyclus* (по R. Simonsen — разрез — и по F. Hustedt).

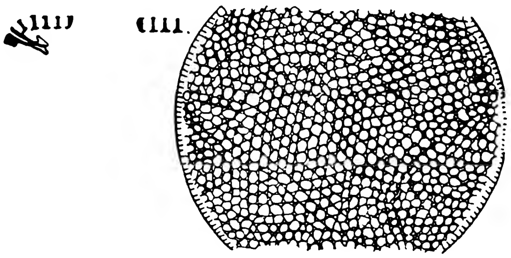


Рис. 29. Блестящий ложный узелок. *Roperia* (по R. Simonsen — разрез — и по F. Hustedt).

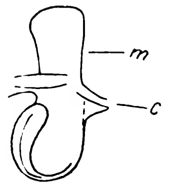


Рис. 30. Щелевидный (двугубый) вырост с наружной трубкой (*m*), стенка створки (*c*). *Lauderia* (по G. Hasle).

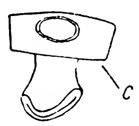


Рис. 31. Щелевидный (двугубый) вырост без наружной трубки, стенка створки (*c*). *Thalassiosira bioculata* (по G. Hasle).

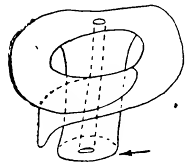


Рис. 32. Периплектон; *стрелка* показывает основание, где он прикреплен к створке. *Rutilaria radiata.* Ориг. (R. Ross).

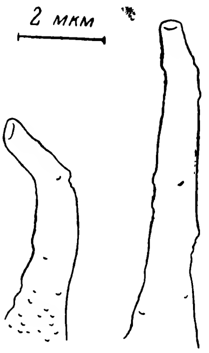


Рис. 33. Замкнутый вырост. *Thalassiosira angstii.* Ориг. (G. Fryxell).

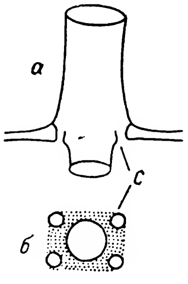


Рис. 34. Трубковидный подпертый вырост (схема). Ориг. (G. Hasle).

с — сопутствующие поры, *а* — продольный разрез, *б* — поперечный разрез внутренней поверхности створки.

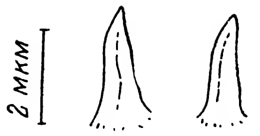


Рис. 35. Шип. *Thalassiosira eccentrica*. Ориг. (G. Fryxell).

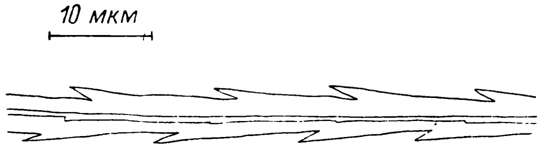


Рис. 36. Щетинка. *Corethron*. Ориг. (G. Fryxell).

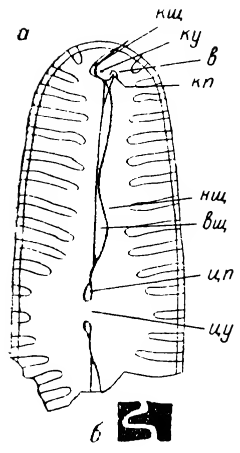


Рис. 37. Система навикулоидного шва. *Pinnularia*.

цу — центральный узелок, *цп* — центральная пора, *вщ* — внутренняя щель, *нщ* — наружная щель, *кп* — конечная пора, *в* — воронка, *ку* — конечный узелок, *кщ* — конечная щель.
а — по R. Simonsen, *б* — схематический рисунок поперечного сечения по Drum et Hopkins.

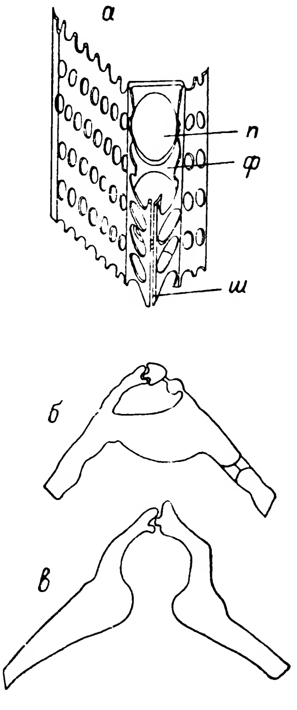


Рис. 38. Система каналовидного шва, поставленного на киль. *Nitzschia*.

а — часть створки со швом: *ш* — шов, *ф* — фибула, *п* — промежуток (схема) (по Toman et Rozsival); *б* — поперечное сечение через фибулу; *в* — то же через промежуток (по Drum et Pankratz).

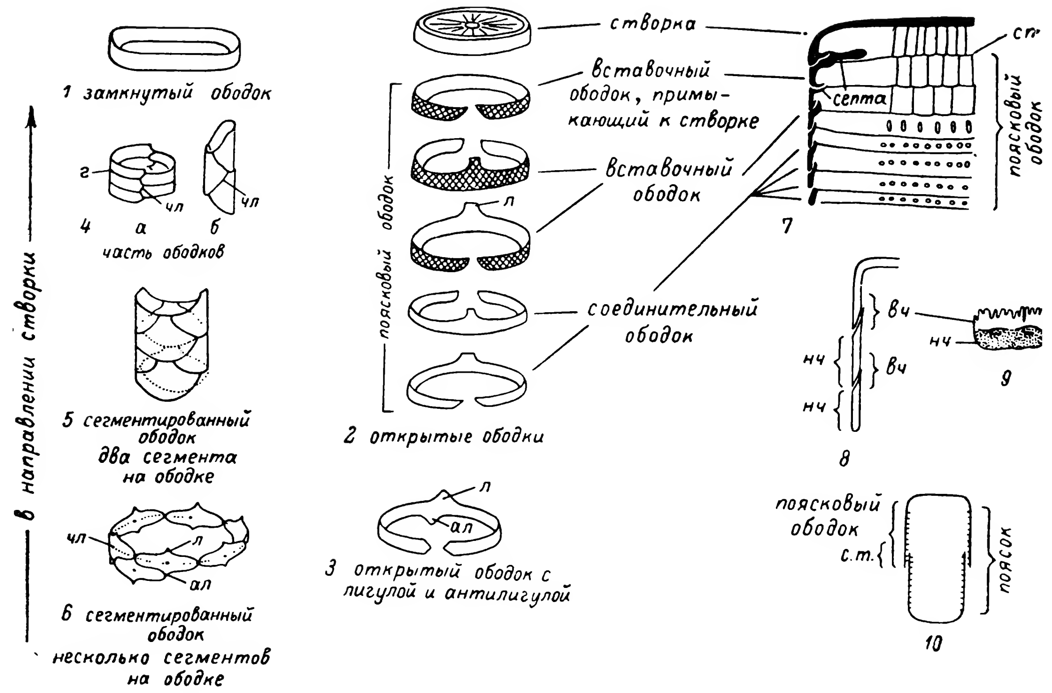


Рис. 39. Компоненты пояска.

л — лигула, *ал* — антилигула, *чл* — линия соединения чешуевидных ободков, *г* — грань, *сп* — соединение створки с пояском, *нч* — наружная часть, *вч* — внутренняя часть (по H. v. Stosch).

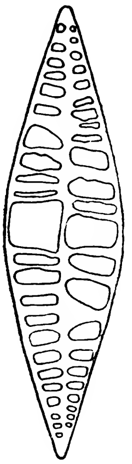


Рис. 40. Кратикула. *Navicula cuspidata* (по F. Hustedt).

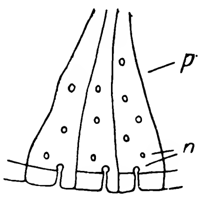


Рис. 41. Базальный кремнеземный слой, диаграмма. Слабо окременелый образец. Ориг. (G. Hasle).

р — тонкие ребра, *п* — сквозные перфорации.

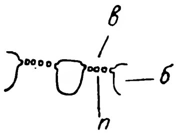


Рис. 42. Поперечный разрез части створки. *Triceratium antediluvianum*. Ориг. (R. Ross).

б — базальный кремнеземный слой, *п* — пороидная ареола, *в* — велум.

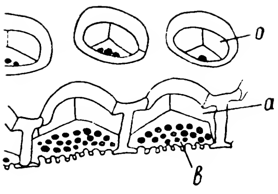


Рис. 43. Разрушенный конец створки при рассмотрении с внутренней стороны. *Coscinodiscus oculus-iridis*. Ориг. (R. Ross).

а — локулярная ареола, *о* — отверстие, *в* — велум.

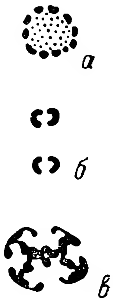


Рис. 44. Типы велума.

а — сито, *Triceratium antediluvianum*; *б* — рота, *Triceratium shadboltianum*; *в* — велум, состоящий из волы, *Arachnoidiscus ehrenbergii*. Ориг. (R. Ross).

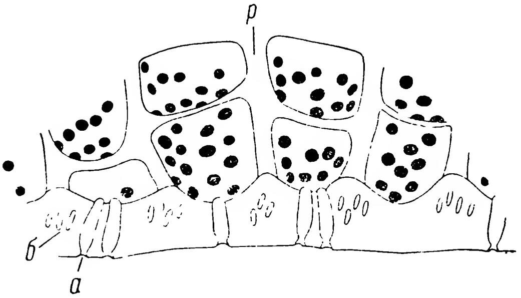


Рис. 45. Разрушенный конец створки при косом рассмотрении с наружной стороны. В этом ископаемом образце велум на наружном конце ареолы разрушен. *Aulacodiscus reticulatus*. Ориг. (R. Ross).

р — наружные ребра, *б* — буллула, *а* — ареола.

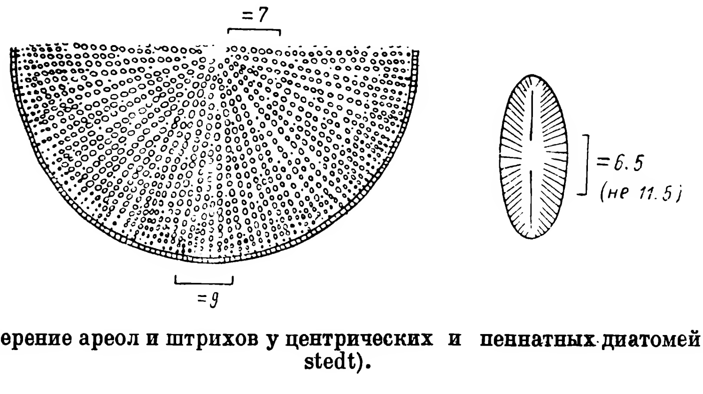


Рис. 46. Измерение ареол и штрихов у центрических и пеннатных диатомей (по F. Hustedt).

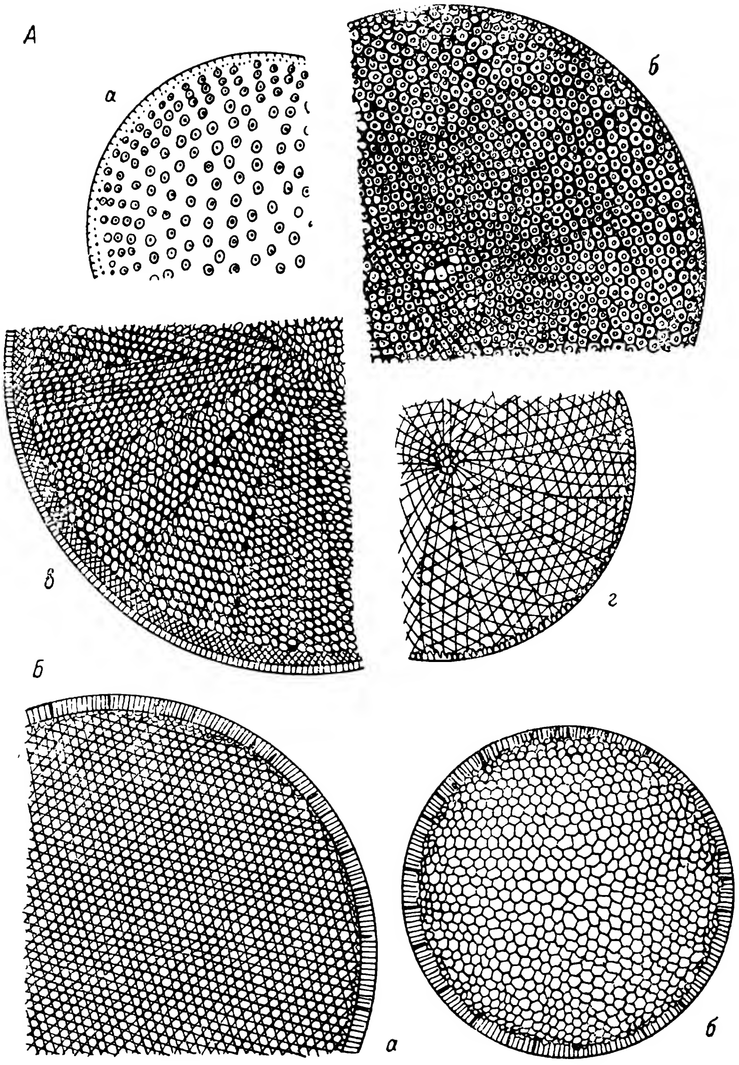


Рис. 47. Ареолированность у центрических диатомей.

А — радиальная ареолированность: *а* — радиальные, отдельные ареолы; *б* — ареолы с вторичными спиральными рядами; *в*, *г* — ареолы, радиальные в пучках (*г* — изогнутый тип).
Б — тангенциальные ареолы: *а* — прямые ряды (линейный тип); *б* — ряды, вогнутые по направлению к краю (эксцентрический тип) (по F. Hustedt).

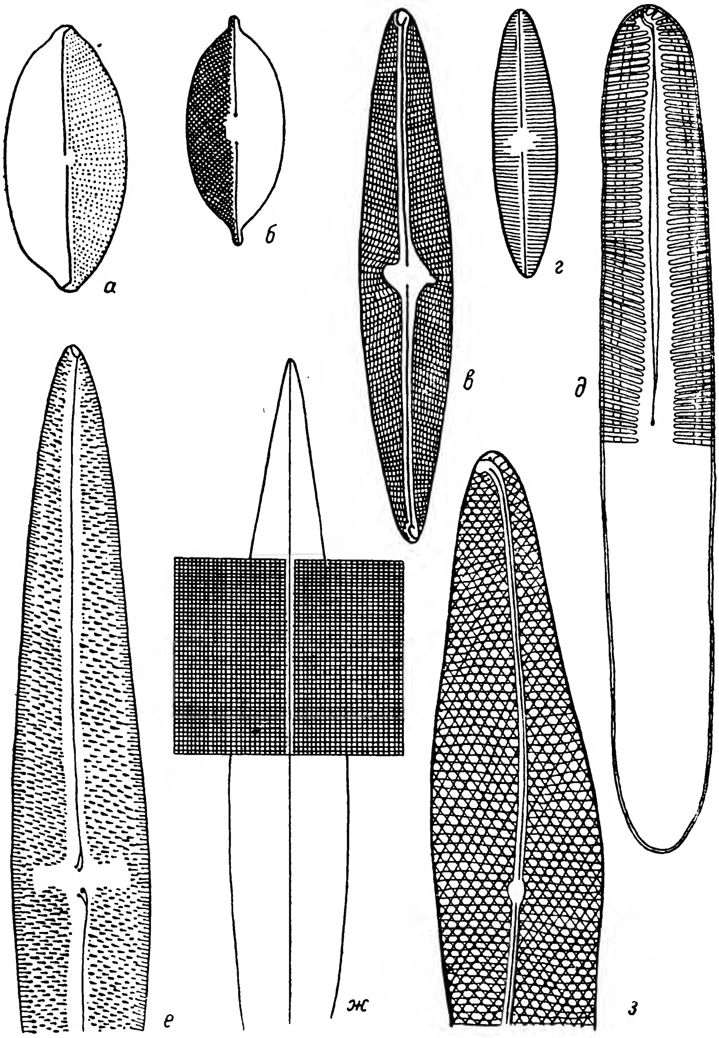


Рис. 48. Штриховки у пеннатных диатомей.

а — пунктирные, радиальные; *б* — пересекающиеся, пунктирные, радиальные; *в* — линеолированные, радиальные в середине, конвергентные на концах; *г* — параллельные, *д* — альвеолярные; *е* — локулярные; *ж* — поперечные и продольные; *з* — поперечные и косые (по F. Hustedt, H. Peragallo, R. Simonsen).

ПРИЛОЖЕНИЕ 11

Словарь специальных терминов[2]

Английский	Французский	Немецкий	Латинский	Русский
alveolus	alvéole	Alveolus	alveolus (-i) m	альвеола
aperture	fenêtre	Fenster	apertura (-ae) f	окно
apical axis	axe apical	Apikalachse	axis (-es) apicalis (-es) m	продольная ось
apical plane	plan apical	Apikalebene	planities (-es) apicalis (-es) f	продольная плоскость
areola	aréole	Areole	areola (-ae) f	ареола
areolate pseudonodulus	pseudo-nodule aréolé	areolierter Pseudonodulus	pseudonodulus (-i) areolatus (-i) m	ареолированный ложный узелок
auxospore	auxospore	Auxospore	auxospora (ae) f	ауксоспора
axial area	aire axiale	Axialarea	area (-ae) axialis (-es) f	осевое поле
band	bande	Band	taenia (-ae) f	ободок
basal siliceous layer	couche silicieuse de base	verkieselte Basalschicht	stratum (-a) siliceum (-a) basale (-ia) n	базальный кремнеземный слой
bullula	bullule	Bullúla	bullula (-ae) f	буллула
central area	aire centrale	Zentralarea	area (-ae) centralis (-es) f	центральное поле
central nodule	nodule central	Zentralknoten	nodulus (-i) centralis (-es) m	центральный узелок
central pore	pore central	Zentralpore	porus (-i) centralis (-es) m	центральная пора
cingulum	cingulum	Thekengürtel	cingulum (-a) n	поясковый ободок
collar	collet	Kragen	collare (-ia) n	воротничок
connecting band	bande connective	Gürtelband	pleura (-ae) f	соединительный ободок
costa	côte	Rippe	costa (-ae) f	ребро
craticula	craticule	Craticula	craticula (-ae) f	кратикула
cribrum	crible	Cribrum	cribrum (-a) n	сито (крибрум)
elevation	éminance	Erhöhung, Buckel	elevatio (-ones) f	выпуклость
endogenous resting spore	statospore endogéne	endogene Dauerspore	endocysta (-ae) endogena (-ae) f	внутренняя покоящаяся спора
epicingulum	épicingulum	Gürtel der Epivalva	epicingulum (-a) n	поясок эпивальвы
epitheca	épithèque	Epitheka	epitheca (-ae) f	эпитека
epivalve	épivalve	Epivalva	epivalva (-ae) f	эпивальва

exogenous resting spore	statospore exogène	exogene Dauerspore	endocysta (-ae) exogena (-ae)f	наружная покоящаяся спора
fascia	bandeau	Querbinde	fascia (-ae) f	поперечная полоса
fibula	fibule	Fibula	fibula (-ae) f	фибула
fissure	fissure	Spalte	fissura (-ae) f	щель
fold	repli	Falte	ruga (-ae) f	складка
foramen	foramen	Foramen	foramen (-ina) n	отверстие
free auxospore	auxospore libre	freie Auxospore	auxospora (-ae) libera (-ae) f	свободная ауксоспора
frustule	frustule	Frustel	frustulum (-a) n	панцирь
girdle	ceinture	Zellgürtel	cinctura (-ae) f	поясок
granule	granule	Granulum	granulum (-a) n	гранула
horn	corne	Horn	cornu (-ua) n	рог
hypocaust	hypocauste	Hypokaust	hypocaustum (-a) n	гипокауст
hypocingulum	hypocingulum	Gürtel der Hypovalva	hypocingulum (-a) n	поясок гиповальвы
hypotheca	hypothèque	Hypotheka	hypotheca (-ae) f	гипотека
hypovalve	hypovalve	Hypovalva	hypovalva (-ae) f	гиповальва
infundibulum	infundibulum	Trichterkörperchen	infundibulum (-a) n	воронка
initial cell	cellule initiale	Erstlingszelle	cellula (-ae) prima (-ae) f	первичная клетка
intercalary auxospore	auxospore intercalaire	interkalare Auxospore	auxospora (-ae) intercalaris (-es) f	интеркалярная ауксоспора
intercalary band	bande intercalaire	Zwischenband	copula (-ae) f	вставочный ободок
interspace	espace interfibulaire	Zwischenraum	interspatium (-ia) n	промежуток
keel	carène	Kiel	carina (-ae) f	киль
labiate process	processus labié	Lippenfortsatz	rimoportula (-ae) f	щелевидный вырост (двугубый вырост)
lateral area	aire latérale	Seitenarea	area (-ae) lateralis (-es) f	боковое поле
lateral auxospore	auxospore latérale	laterale Auxospore	auxospora (-ae) lateralis (-es) f	боковая ауксоспора
linking spine	épine de jonction	Verbindungsdorn	spina (-ae) ligans (-ntes) f	соединительный шип

---

[2] Настоящий словарь содержит предложенные выше термины на четырех иностранных языках (английском, французском, немецком и латинском) и русском языках. Латинские термины даны с окончаниями во множественном числе и указанием рода (m — мужской, f — женский, n — средний).

Английский	Французский	Немецкий	Латинский	Русский
loculate areola	aréole loculée	gekammerte Areole	areola (-ae) loculata (-ae) f	локулярная ареола
luminate pseudonodulus	pseudo-nodule ouvert	luminater Pseudonodulus	pseudonodulus (-i) luminatus (-i) m	блестящий ложный узелок
mantle	manteau	Mantel	limbus (-i) m	загиб створки
marginal ridge	crête marginale	Randsaum	crista (-ae) marginalis (-es) f	краевой гребень
occluded process	processus aveugle	verschlossener Fortsatz	processus (-ūs) occlusus (-i) m	замкнутый вырост
ocellus	ocelle	Ocellus	ocellus (-i) m	глазок
operculate pseudonodulus	pseudo-nodule operculé	operculater Pseudonodulus	pseudonodulus (-i) operculatus (-i) m	ложный узелок с крышечкой
operculum	opercule	Operculum	operculum (-i) n	оперкулум (крышечка)
parent cell	cellule-mère	Mutterzelle	cellula (-ae) parentalis (-es) f	материнская клетка
passage pore	pore interloculaire	Verbindungsöffnung	pervium (-ia) n	проход
periplekton	périplecton	Periplekton	periplekton (-a) n	периплектон
pervalvar axis	axe pervalvaire	Pervalvarachse	axis (-es) pervalvaris (-es) m	центральная ось
porellus	perforation ocellaire	Porellus	porellus (-i) m	порелла
poroid areola	aréole poroide	Poroide Areole	areola (-ae) poroides (-es) f	пороидная ареола
primary valve	valve primaire	Erstlingsschale	valva (-ae) prima (-ae) f	первичная створка
process	processus	Fortsatz	processus (-ūs) m	вырост
pseudocellus	pseudo-ocelle	Pseudocellus	pseudocellus (-i) m	ложный глазок
pseudoloculus	pseudo-loculus	Psedoloculus	pseudoloculus (-i) m	псевдолокула
pseudonodulus	pseudo-nodule	Pseudonodulus	pseudonodulus (-i) m	ложный узелок
pseudoseptum	pseudo-septum	Pseudoseptum	pseudoseptum (-a) n	ложная септа
punctate stria	strie ponctuée	punktierter Transapikalstreifen	stria (-ae) punctata (-ae) f	пунктирный штрих
punctum	ponctuation	Punkt	punctum (-a) n	точка
raphe	raphé	Raphe	raphe (-es) f	шов
raphe valve	valve à raphé	Raphenschale	raphovalva (-ae) f	створка со швом
rapheless valve	valve sans raphé	raphenlose Schale	areovalva (-ae) f	бесшовная створка
resting spore	statospore	Dauerspore	endocysta (-ae) f	покоящаяся спора

rota	rota	Rota	rota (-ae) f	рота
secondary valve	valve secondaire	Zweitschale	valva (-ae) secunda (-ae) f	вторичная створка
segment	segment	Segment	segmentum (-a) n	сегмент
semi-endogenous resting spore	statospore semiendogène	semiendogene Dauerspore	endocysta (-ae) semiendogena (-ae) f	полуэндогенная покоящаяся спора
semi-intercalary auxospore	auxospore semiintercalaire	semiinterkalare Auxospore	auxospora (-ae) semiintercalaris (-es) f	полуинтеркалярная ауксоспора
septum	septum	Septum	septum (-a) n	септа
seta	soie	Borste	seta (-ae) f	щетинка
spine	épine	Dorn	spina (-ae) f	шип
spinule	spinule	Dörnchen	spinula (-ae) f	шипик
stauros	stauros	Stauros	stauros (-i) m	ставрос
stigma	stigma	Stigma	stigma (-ata) n	стигма
stria	strie	(Transapikal) Streifen	stria (-ae) f	штрих
strutted process	processus renforcé	Stützenfortsatz	fultoportula (-ae) f	подпертый вырост (вырост с опорой)
sulcus	sulcus	Sulcus	sulcus (-i) m	борозда
suture	suture	Sutur, Trennlinie	sutura (-ae) f	грань
terminal auxospore	auxospore terminale	terminale Auxospore	auxospora (-ae) terminalis (-es) f	конечная ауксоспора
terminal fissure	fissure terminale	Endspalte	fissura (-ae) terminalis (es) f	конечная щель
terminal nodule	nodule terminal	Endknoten	nodulus (-i) terminalis (-es) m	конечный узелок
terminal pore	pore terminal	Endporus	porus (-i) terminalis (es) m	конечная пора
terminal seta	soie terminale	Endborste	seta (-ae) terminalis (-es) f	конечная щетинка
theca	thèque	Theka	theca (-ae) f	тека
transapical axis	axe transapical	Transapikalachse	axis (-es) transapicalis (-es) m	поперечная ось
transapical plane	plan transapical	Transapikalebene	planities (-es) transapicalis (-es) f	поперечная плоскость
valvar plane	plan valvaire	Valvarachse	planities (-es) valvaris (-es) f	створковая плоскость
valve	valve	Valva, Schale	valva (-ae) f	створка
valve face	face valvaire	Schalenfläche	frons (-tes) f	поверхность створки
vegetative cell	cellule végétative	vegetative Zelle	cellula (-ae) vegetativa (-ae) f	вегетативная клетка
velum	vélum	Siebmembran	velum (-a) n	велум
vola	vola	Vola	vola (-ae) f	вола

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 511.1 : 003.3 : 582.26

К. А. Некрасова, Е. А. Бусыгина

НЕКОТОРЫЕ УТОЧНЕНИЯ К МЕТОДУ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

K. A. NEKRASOVA, E. A. BUSYGINA. SOME CORRECTIONS TO THE METHOD OF QUANTITATIVE ACCOUNT OF SOIL ALGAE

Приводятся экспериментальные данные для уточнения метода прямого счета почвенных водорослей. Работа проведена на дерново-подзолистой и торфяно-глеевой почвах. Эмпирически решен вопрос о методике отбора проб и размере выборки, репрезентативно характеризующей генеральную совокупность. Показано методическое преимущество получения средних данных при анализе смешанных образцов по сравнению с индивидуальными пробами. Хотя средние данные имели ошибку выше 5%, в пределах применяемого метода они были относительно сопоставимы. Сделан вывод о зависимости точности количественного учета водорослей от техники отбора проб, особенностей подготовки смешанного образца, изготовления микропрепаратов, повторности счета, техники микроскопирования. Авторами отработана и описана методика всех этих этапов работы с целью наибольшего усреднения исследуемого образца и получения максимально точных данных о численности водорослей в изучаемых почвах. Отмечена зависимость коэффициентов вариации от систематических групп водорослей, что связано с трудностью гомогенизации синезеленых и малой численностью диатомовых водорослей в исследуемых почвах. Предложена методика комбинированного учета почвенных водорослей.

Метод прямого счета для определения численности водорослей в почве был предложен Э. А. Штиной (1956). Его преимущество перед культуральными методами не раз обсуждалось в литературе (Штина, 1969, 1972; Голлербах, Штина, 1969). При этом долгое время было принято выражать данные количественного учета водорослей не средней величиной, а пределами колебаний этих данных в просмотренных пробах. Большая трудоемкость метода и значительная вариабельность числовых данных препятствовали проведению статистического анализа. О достоверности различий между вариантами судили по цифрам, различающимся на порядок. При такой постановке можно было только выявить факторы, сильно действующие на численность почвенных водорослей, остальные оставались вне наблюдений.

Е. Н. Мишустин (1974 : 7) отмечает: «Установление моментов динамического порядка может считаться доказательным лишь при значительном числе повторных определений», поэтому для применения методов вариационной статистики при учете численности водорослей прежде всего необходимо решить вопрос о выборке, репрезентативно характеризующей генеральную совокупность.

Практика показала, что в альгологических исследованиях значительное отклонение цифровых данных друг от друга может быть обусловлено рядом причин: 1) неравномерным распределением водорослей по микрозонам, отличающимся по нанорельефу, а следовательно, различными влажностью, температурой и освещением почвы; 2) неравномерностью распределения водорослей в почвенной пробе; 3) отсутствием гомогенности суспензии, подготовленной к просмотру. Без учета этих фактов нельзя было подойти к определению числа отбираемых проб обычным методом, применяемым в геоботанических исследованиях (Воронов, 1973).

Задачами нашей работы являлись: 1) определение минимального числа индивидуальных проб, необходимых для получения достоверных данных; 2) сравнение данных количественного учета водорослей, полученных на одних и тех же участках при анализе индивидуальных проб и при анализе смешанных образцов, составленных из индивидуальных проб; 3) отработка методики отдельных этапов работы для получения наиболее достоверных средних данных и снижения трудоемкости процесса.

С целью наибольшего усреднения исследуемого материала при учете количества водорослей отработана взаимосвязь всех этапов работы. Одновременно была сделана попытка сочетать количественный учет водорослей с их качественным анализом.

Исследования начаты в 1968 г. на дерново-подзолистых почвах, а детальная разработка методики проводилась с 1972 г. на торфяно-глеевой почве. Математической обработке подвергнуты данные более 2000 наблюдений. В статье приводятся только некоторые примеры.

I. МЕТОДИКА ОТБОРА ПОЧВЕННЫХ ПРОБ

Пробы отбирались с определенной площади, величина которой зависела от задач исследования. Например, при выявлении влияния на водоросли возделываемой культуры — с площади в 100 м^2; при изучении влияния водного режима почв выработанных торфяников — с постоянных участков в 10 м^2, различающихся лишь глубиной грунтовых вод; при выяснении влияния минеральных удобрений исследуемая площадь определялась величиной опытной делянки. Во всех случаях места отбора проб располагали в шахматном порядке, не приурочивая их к массовым разрастаниям водорослей. Пробы отбирали буриком с площадью в 1 см^2 и глубиной в 1 см.

Сопоставление средних данных, полученных при счете водорослей в 10 и 25 индивидуальных пробах, показало, что в обоих случаях они имеют высокий коэффициент вариации ($V=40\%$) и значительную ошибку опыта ($S_{\bar{x}} \sim 13-23\%$); 4 пробы из 25 были «пустыми», т. е. количество водорослей в них было меньше 3.8 тыс. клеток — предельной величины, учитываемой данным методом. Две даты (3215.3 и 886.6 тыс. клеток в 1 г абсолютно сухой почвы) сильно отклонялись от других значений ранжированного ряда и не принадлежали к данной совокупности. По требованиям вариационной статистики (Зайцев, 1973 : 14) они исключались из выборки.

Таким образом, ни 10, ни 25 повторностей не дали желаемых результатов. Используя имеющиеся коэффициенты вариации (табл. 1) и задавая значения $t_{0.05}=1.96$, $S_{\bar{x}} \sim 8-10\%$, мы рассчитали объем выборки. Оказалось, что для получения достоверных данных при заданной нами точности опыта необходимо 100 и более индивидуальных проб. Такая повторность при учете численности водорослей была практически невыполнима в связи с возрастанием трудоемкости, поэтому следующим этапом было изучение возможности использования в почвенно-альгологических исследованиях средней пробы.

Метод средней пробы давно используется геоботаниками для ботанического весового анализа (Раменский, 1971). Аналогичная методика применяется в агрохимии при отборе почвенных образцов для анализов и находит все большее признание в микробиологических исследованиях (Аринушкина, 1962; Паринкина, 1972; Енкина, 1974; Никитин, 1975, и др.).

Опираясь на полученные нами данные о величине выборки и на мнение о том, что «малые выборки имеют меньшую репрезентативность материала» (Любарский, 1972), мы составляли смешанный образец не только из 10 и 25 индивидуальных проб, но также из 50, 100 и 200. Средние данные о численности водорослей, полученные для 10 и 25 индивидуальных проб торфяно-глеевой почвы (табл. 1) и для смешанных образцов, составленных из такого же количества индивидуальных проб, просчитанных в 3—4-кратной повторности (табл. 2), были почти сходными по абсолютной величине.

ТАБЛИЦА 1

Сопоставление средних данных, полученных для разного количества индивидуальных проб (число клеток водорослей в тысячах в 1 г почвы)

Обследованные участки	$\bar{X}$	S	$S_{\bar{x}}$	V, %	$S_{\bar{x}}$, %	n
Щучково-мятликовый луг	97.4	40.6	13.5	41.5	13.8	10
Осоково-щучковый луг	92.0	43.8	14.6	47.6	15.8	10
Осоково-щучково-моховой луг	94.5	42.5	14.2	44.9	15.0	10
Осоковый луг	760.4	313.6	101.2	41.2	13.3	10
Осоково-ситниковый луг	42.7	21.4	7.1	50.1	16.6	10
Ситниково-осоковый луг	37.6	15.1	5.0	40.1	13.3	10
Щучково-ситниковый луг	239.7	96.8	32.3	40.4	13.4	10
Участок после сведения леса	24.3	28.5	5.6	117.0	23.0	25
Посев тимофеевки	50.2	39.0	7.7	78.0	15.3	25

Примечание. $\bar{X}$ — средние данные; S — стандартное отклонение; $S_{\bar{x}}$ — ошибка средней; V — коэффициент вариации (в %), $S_{\bar{x}}$ — ошибка средней (в %), n — повторность счета.

ТАБЛИЦА 2

Сопоставление средних данных, полученных при смешивании разного количества индивидуальных проб (число клеток водорослей в тысячах в 1 г почвы)

Обследованные участки и даты сбора проб	$\bar{X}$	S	$S_{\bar{x}}$	V, %	$S_{\bar{x}}$, %	n
Образцы составлены из 10 индивидуальных проб*						
Щучково-мятликовый луг	69.1	35.0	17.0	50.6	24.6	4
Осоково-щучковый луг	90.6	45.4	22.7	50.1	26.0	4
Осоково-щучково-моховой луг	72.8	37.5	18.7	51.5	25.6	4
Осоковый луг	720.2	365.5	182.7	50.7	25.3	4
Осоково-ситниковый луг	34.2	18.3	9.1	53.5	26.6	4
Ситниково-осоковый луг	27.8	15.0	7.5	53.9	26.9	4
Щучково-ситниковый луг	227.4	113.6	56.8	49.9	24.9	4
Образцы составлены из 25 индивидуальных проб*						
Участок после сведения леса	9.8	3.9	2.3	39.7	25.5	3
Посев тимофеевки	38.9	9.3	4.6	23.9	11.8	3
Образцы составлены из 50 индивидуальных проб						
Посев костра:						
16 V 1973	34033	5100	3000	15.0	8.8	3
1 VI 1974	429.3	104.0	61.0	24.2	14.2	3
14 IX 1974	612.6	78.0	45.9	12.7	7.5	3
Посев тимофеевки:						
16 V 1973	24266	3620	2129	14.9	8.7	3
1 IV 1974	1383.3	158.2	93.0	11.4	6.7	3
14 IX 1974	603.3	187.0	110.0	31.0	18.2	3
Образец составлен из 100 индивидуальных проб						
Посев костра 2 VIII 1974	390.3	62.3	36.6	15.8	9.4	3
Образцы составлены из 200 индивидуальных проб						
Посев костра:						
1 VI 1974	711.6	108.2	63.6	15.2	8.9	3
25 VII 1974	74.6	5.6	3.3	7.5	4.4	3
9 IX 1974	814.0	106.3	62.5	13.0	7.6	3
13 IX 1974	1340.0	127.0	74.7	9.5	5.6	3

* Дата сбора проб на всех участках — 4 VIII 1974 года.

Они имели высокие коэффициенты вариации ($V=50\%$) и относительные ошибки средней ($S_{\bar{x}}=25\%$). Тенденция к некоторому снижению средних данных смешанного образца была, видимо, обусловлена уменьшением численности водорослей за счет «пустых» проб.

При смешивании 50 индивидуальных проб средние данные имели коэффициенты вариации от 31 до 11.4%, а при смешивании 100 и 200 индивидуальных проб — от 15.8 до 7.5%. Соответственно повысилась точность опыта с 18.2—6.7 до 9.4—4.4%, хотя повторность счета оставалась той же (табл. 2)

Следовательно, при условии сходства всех остальных этапов работы более достоверные средние данные на малых учетных площадках (в 1 см^2) получены при смешивании большего числа индивидуальных проб.

Наряду с отработкой методики отбора проб и выявлением необходимой повторности счета было важно уточнить размеры учетных площадок в природе. Все вышеприведенные данные получены нами для индивидуальных образцов с площади в 1 см^2, взятых буриком.

Часто в практике исследований возникает потребность подготовки смешанных образцов большого числа вариантов. Тогда общее количество отбираемых индивидуальных проб возрастает до нескольких тысяч и делает работу невыполнимой. Геоботаническими исследованиями установлено, что увеличение площади учетных площадок позволяет сократить их число (Раменский, 1971; Воронов, 1973). Возможность такого подхода в альгологических исследованиях была проверена нами опытным путем. Так, при смешивании равного числа индивидуальных проб (табл. 3) с разной площадью учета оказалось, что пробы в 1 см^2 дают бо́льшую вариабельность признака ($V=50\%$) и меньшую точность ($S_{\bar{x}}=25\%$), чем пробы с площадью в 25 см^2 ($V=12$—17, $S_{\bar{x}}=7$—10%), хотя в первом случае просчитывалось 5, а во втором 3 повторности. Увеличение размера учетной площадки позволило снизить количество проб для смешанного образца и повторность счета при точности средних данных до 10%.

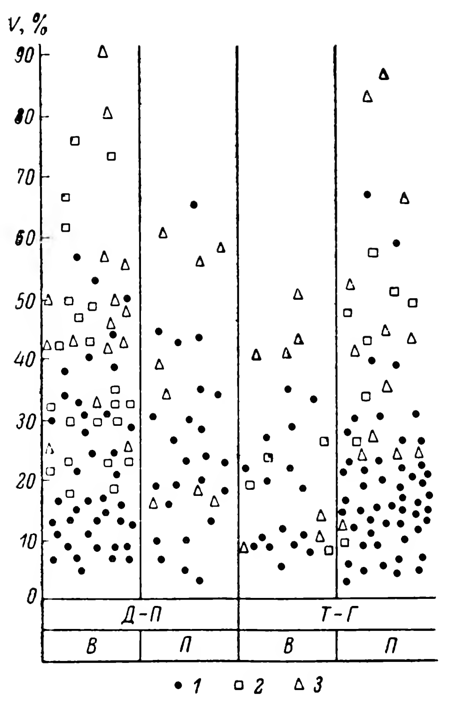
ТАБЛИЦА 3

Сопоставление средних данных, полученных при анализе смешанных образцов, составленных из индивидуальных проб с разной площадью (число клеток водорослей в тысячах в 1 г почвы)

Обследованные участки	X	S	$S_{\bar{x}}$	V, %	$S_{\bar{x}}$, %	n
Площадь индивидуальных проб 1 см^2						
Щучково-мятликовый луг	69.1	35.0	17.0	50.6	24.6	5
Осоково-щучковый луг	90.6	45.4	22.7	50.1	25.0	5
Осоково-щучково-моховой луг	72.8	37.5	18.7	51.5	25.6	5
Площадь индивидуальных проб 25 см^2						
Щучково-мятликовый луг	584.2	70.9	41.7	12.0	7.0	3
Осоково-щучковый луг	559.2	69.0	40.6	12.0	7.0	3
Осоково-щучково-моховой луг	526.8	89.8	52.8	17.0	10.0	3

Таким образом, составляя смешанный образец, мы можем идти двумя путями: либо увеличивать число индивидуальных проб до 100—200 с малой площадью учета (1 см^2), либо отбирать меньшее число проб (не более 5) с большей площадью (25 см^2).

Достоинством смешанного образца, на наш взгляд, было то, что он наиболее удачно устранял влияние неравномерности пространственного распределения водорослей на характеристику средних данных. Между тем такое влияние наверняка проявилось бы при учете численности водорослей в индивидуальных пробах, так как количество их в почве наряду с влажностью определяется наличием доступных элементов питания и особенно



Зависимость коэффициента вариации (*V*, %) от систематической группы водорослей на дерново-подзолистой (*д-п*) и торфяно-глеевой (*т-г*) почвах в вегетационных (*в*) и полевых (*п*) опытах.

Водоросли: *1* — зеленые, *2* — синезеленые, *3* — диатомовые.

азота. По данным же агрохимиков (Никитин, 1975) азот, в частности нитратный, обладает наибольшей пространственной вариабельностью. С внесением NPK возрастает вариабельность в распределении в почве калия.

II. МЕТОДИКА ПОДГОТОВКИ СМЕШАННОГО ОБРАЗЦА К СЧЕТУ И ТЕХНИКА МИКРОСКОПИРОВАНИЯ

На основании многолетних вегетационных и полевых опытов, проведенных на дерново-подзолистой и торфяно-глеевой почвах, нами установлено, что при учете численности водорослей в одних и тех же смешанных образцах выявляется разная вариабельность по систематическим группам (см. рисунок). Меньшая вариабельность численности отмечена для зеленых водорослей. Коэффициент вариации в 45.5—64.7% случаев не превышает 20%. Синезеленые и диатомовые водоросли, как правило, имеют коэффициент вариации более 20%.

Для повышения точности данных требовалось дальнейшее усреднение исследуемого материала. С этой целью особое внимание было уделено как приготовлению смешанного образца для отбора навесок (повторностей), так и подготовке препаратов к счету.

1. Подготовка смешанного образца для отбора навесок

Индивидуальные пробы доводили в лаборатории до воздушно-сухого состояния, просеивали через сито с диаметром отверстий в 1 мм и тщательно перемешивали для получения смешанного образца. Это способствовало более равномерному распределению водорослей в пробах. Следует учитывать, что равномерность распределения водорослей в смешанном образце зависит от особенностей субстрата. Если размельчаются дернина, слаборазложившийся торф, подстилка, то усреднение образца затрудняется. При просеивании почвы в разных вариантах сито промывали и стерилизовали в сушильном шкафу. Каждый смешанный образец распределяли ровным слоем толщиной 0.5 см в виде прямоугольника, который делили на квадраты. Для составления навески из каждого квадрата брали небольшое количество почвы, захватывая ее на всю глубину. Навеску в 1 г помещали в пенициллиновые склянки, увлажняли 1—2 каплями дистиллированной воды и хранили в холодильнике при температуре от —4 до 0°. При добавлении большего количества воды (4 мл), как это рекомендует Г. И. Помелова (1969), длительное хранение навесок в холодильнике невозможно, так как водоросли поедаются простейшими. Уменьшение влажности почвы позволило увеличить срок хранения до 7 дней и более. Навески брали в 5-кратной повторности. Как правило, 3 повторности просчитывали, а 2 оставляли в запас. В случае сильного отличия одного из результатов контролировали точность счета, просчитывая еще одну каплю суспензии из той же повторности.[1] При большой вариабельности полученных данных по повторностям число анализируемых проб увеличивали до 5.

Известны некоторые уточнения к методу количественного учета, разработанному Э. А. Штиной (1956). Так, Р. М. Куликова (1965) ввела растирание почвенного образца в ступке, а Г. И. Помелова (1969) при люминесцентном микроскопировании показала возможность исключения центрифугирования и просмотра почвенной суспензии объемом в 40 мл. Учитывая все модификации метода, мы внесли в подготовку образца к счету следующие усовершенствования: 1) во избежание потерь растирание проводили не в фарфоровой ступке, а непосредственно в пенициллиновой склянке с добавлением 2—3 капель воды в дерново-подзолистую почву и 5—6 капель в торфяно-глеевую; 2) для растирания использовали пестик, специально изготовленный из препаровальной иглы с резиновым наконечником, вырезанным пробочным сверлом; 3) время последовательного встряхивания и отстаивания суспензии определялось эмпирически с учетом механического состава почвы, степени разложения торфа и особенностей распределения водорослей в почве и на ее поверхности. Практически в осадке оставался песок, который контролировался на наличие водорослей; 4) при неодинаковом развитии водорослей различных систематических групп мы разграничивали их счет по группам. Так, при массовом разрастании зеленых водорослей в торфяно-глеевой почве (от 25 до 35 млн клеток в 1 г) увеличивали объем суспензии до 500 мл. Малочисленные группы водорослей при этом разведении терялись, и их учет производили в отдельной повторности при обычном разведении — 40 мл.

2. Подготовка препарата к счету

Повышение плотности суспензии, особенно при исследовании торфяно-глеевой почвы, вело к определенным трудностям; 1) в связи с засорением пипетки не обеспечивалась равномерность распределения водорослей в капле суспензии; 2) затруднялся просмотр препарата. Для устранения этих недостатков мы применяли мерную пипетку на 5 мл с подточенным носиком. Число капель в 1 мл суспензии определялось при приготовлении каждого препарата и колебалось от 12 до 19. В каплю суспензии, нанесенную на предметное стекло, добавляли каплю глицерина, перемешивали краем покровного стекла, добиваясь равномерного распределения водорослей в препарате, накрывали покровным стеклом. Поскольку объем капли был значительным, мы использовали покровные стекла размером 24×24 $мм^2$. Со временем вода испарялась, а глицерин обеспечивал лучшие просматриваемость и сохранность препарата. Одновременно готовили несколько препаратов, пронумеровав стекла. Мы стремились в один день просчитать все образцы одной повторности, чтобы включить изменения численности водорослей при хранении навесок в ошибку опыта. За день с помощью люминесцентного микроскопа можно просчитать максимально до 12—15 препаратов. Вся наша работа была направлена на повышение точности данных за счет наибольшего усреднения исследуемого материала. Однако для синезеленых и диатомовых водорослей мы этого не добились, поскольку колонии и трихомы синезеленых водорослей из-за наличия слизи или чехлов плохо поддаются гомогенизации. Это заслуживает внимания при дальнейшем усовершенствовании метода. Большая вариабельность показателей для диатомей, вероятно, объясняется их малой численностью в исследованных почвах.

3. Микроскопирование

Методика работы на люминесцентном микроскопе МЛ-2 детально описана Помеловой (1969). В дополнение к ней мы приводим методику работы с любым биологическим микроскопом при использовании люминесцентных устройств марки ОИ-17 и ОИ-18 (в проходящем свете). Настройку микроскопа проводили по общепринятой методике. Наиболее яркого свечения водорослей добивались путем незначительного поднятия конденсора. Использовали объектив 40×(0.65), окуляр 10× и набор светофильтров. Нейтральный светофильтр применяли при настройке микроскопа для просмотра препарата в обычном свете. Для возбуждения свечения сине-фиолетовыми лучами использовали светофильтр ФС-1 с теплозащитным светофильтром СЗЗ-7. На окуляр надевали запирающий светофильтр ЖС-18.

---

[1] За повторность мы принимали каждую навеску, а не число просчитанных капель из одной навески.

Опыт показал, что люминесцентное устройство обеспечивает хорошее свечение водорослей. Учитывая меньшую стоимость и портативность, возможно его широкое использование в практике.

4. Пересчет количества водорослей на 1 г абсолютно сухой почвы

Далеко не все исследователи пересчитывают численность водорослей на 1 г абсолютно сухой почвы. Обычно приводятся данные о количестве клеток водорослей в 1 г воздушно-сухой почвы. Это затрудняет сопоставление данных, полученных разными авторами, для почв с различной влагоемкостью.

Расчет водорослей в 1 г воздушно-сухой почвы проводили по формуле

$$x = ab \cdot 5 \cdot 40,$$

где x — число клеток в 1 г воздушно-сухой почвы; a — число клеток, обнаруженных при счете; b — количество капель в 1 мл; 5 — часть просмотренного стекла; 40 — разведение (в мл).

Для пересчета численности водорослей на 1 г абсолютно сухой почвы использовалась следующая формула:

$$y = \frac{x \cdot 100}{e},$$

где y — число клеток в 1 г абсолютно сухой почвы; x — число клеток в 1 г воздушно-сухой почвы; e — процент сухого вещества в навеске.

Определение сухого вещества в почве проводили общепринятыми методами (Справочник по торфу, 1960; Петербургский, 1961).

Статистическая обработка материалов была завершающим этапом количественного учета водорослей. Методы вариационной статистики определялись задачами исследования (Доспехов, 1968; Плохинский, 1969; Зайцев, 1973).

III. КОМБИНИРОВАННЫЙ УЧЕТ ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЧВЕ

В дополнение к методу количественного учета сделана попытка применить комбинированный учет водорослей, основанный на сочетании методов как количественного, так и качественного анализов.

Количественный анализ не всегда позволяет учесть те водоросли, численность которых ниже предела, определяемого данным методом. Разрешающая способность используемого нами метода равна 3.8 тыс. клеток в 1 г почвы.

Возникает необходимость дополнительного анализа, помогающего улавливать немногочисленные группы водорослей, а также выяснять соотношение отдельных родов в альгосинузиях. В основу такого анализа был положен метод чашечных культур со стеклами обрастания (Некрасова, 1973).

Мы пытались использовать некоторые геоботанические методы и сочетать количественный учет водорослей с анализом их состава, поэтому метод можно считать комбинированным — проективно-количественным (Раменский, 1971). Навеску почвы в 20 г брали из просеянного смешанного образца, рассчитывая на большую равномерность распределения в ней водорослей. На выравненную и увлажненную поверхность почвы помещали покровные стекла, слегка придавливая их. Влажность поддерживали в пределах 70—80% от полной влагоемкости, температуру — 21±3°. Водоросли инкубировали в люминостате с освещенностью от 3 до 4 тыс. люкс. При исследовании торфяно-глеевой почвы обычно через 5—6 дней просматривали стекла при малом увеличении (56×), определяли равномерность распределения водорослей по стеклу и устанавливали необходимое количество полей зрения, просматриваемых при увеличении 400×. Каждое поле зрения считали равноценным кольцу Раункиэра, а стекло обрастания — геоботанической площадке. Отмечали встречаемость и обилие водорослей по родам в баллах. Наличие в поле зрения более 100 клеток определенного рода оценивалось баллом 6, от 10 до 100 клеток — 5, менее 10—4. Принимая общую встречаемость водорослей по основным систематическим группам за 100%, мы рассчитывали относительную среднюю встречаемость водорослей по родам.

Проведение количественного учета водорослей одновременно с выявлением относительной встречаемости отдельных родов давало возможность, опираясь на процентное соотношение родов, вычислить количество клеток каждого рода. При равномерном распределении водорослей по стеклу относительная средняя встречаемость водорослей не зависела от просмотра двадцатой (188 полей зрения) или двадцать четвертой (94 поля зрения) части стекла, что мы осуществляли, продвигая стекло препаратоводителем на 2 деления как по вертикали, так и по горизонтали. Количество разрастаний водорослей, оцениваемых 6, 5 и 4 баллами, существенно не отличалось. По-видимому, балльная оценка в этом случае никакой дополнительной информации не дает и можно ограничиться только учетом встречаемости водорослей.

Описанная нами методика комбинированного учета водорослей еще несовершенна и нуждается в дальнейшей доработке. Однако она, на наш взгляд, может явиться хорошим дополнением к прямому методу количественного учета, так как дает представление о количественном соотношении водорослей, доминирующих в почвах.

Потребность в такой методике диктуется задачами ценотического подхода к исследованию почвенных микроорганизмов (Аристовская, Паринкина, 1961; Голлербах, Штина, 1969, и др.).

Таким образом, было установлено, что при учете почвенных водорослей в природе методом индивидуальных проб минимальная выборка, репрезентативно характеризующая генеральную совокупность, лежит за пределами практической осуществимости. Использование смешанного образца дает возможность косвенно учесть степень покрытия поверхности почвы водорослями. Кроме того, тщательное усреднение материала в смешанном образце позволяет применить при учете численности водорослей методы вариационной статистики и получить дополнительную информацию, которая терялась в работах, приводящих пределы колебаний численности водорослей.

Предлагаемая нами методика еще несовершенна. Дальнейшая работа должна быть направлена на проверку ее на других почвах, на поиск методических приемов гомогенизации почвенной суспензии с целью получения наиболее точных данных по численности синезеленых и диатомовых водорослей. Проверки и усовершенствования требует также метод комбинированного учета водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Аринушкина Е. В. (1962). Руководство по химическому анализу почв. МГУ. — Аристовская Т. В., О. М. Паринкина. (1961). Новые методические приемы изучения сообществ почвенных микроорганизмов. Почвоведение, 1. — Воронов А. Г. (1973). Геоботаника. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. Л. — Доспехов Б. А. (1968). Методика полевого опыта. М. — Енкина О. В. (1975). Сезонная динамика биологической активности почвы в условиях Кубани. В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве. 1. Таллин. — Зайцев Г. Н. (1973). Методика биометрических расчетов. М. —

Куликова Р. М. (1965). Сообщества водорослей мелиорируемых торфяных низинных почв и их изменение при окультуривании. Автореф. канд. дисс. МГУ. — Любарский Е. А. (1972). Опыт простого корреляционного анализа взаимосвязей в фитоценозе с использованием малых выборок. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М. — Мишустин Е. Н. (1974). Численность и динамика микробного населения почвы. В кн.: Динамика микробиологических процессов в почве. Таллин. — Некрасова К. А. (1973). Методические проблемы при изучении активной части почвенной альгофлоры. Тез. докл. V делег. съезда ВБО. Киев. — Никитин В. В. (1975). Методика отбора почвенных проб в связи с варьированием элементов питания в обыкновенном черноземе. Агрохимия, 11. — Паринкина О. М. (1972). К вопросу о продуктивности микробных сообществ в некоторых почвах Западного Таймыра. В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л. — Петербургский А. В. (1961). Агрохимический анализ почвы. В кн.: Пособие для работников агрохимических лабораторий. М. — Плохинский Н. А. (1969). Руководство по биометрии для зоотехников. М. — Помелова Г. И. (1960). Применение люминесцентной микроскопии для исследования почвенных водорослей. Бот. ж., 54, 11. — Раменский Г. Л. (1971). Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. М. — Справочник по торфу. М. (1960). — Штина Э. А. (1956). О методе количественного учета почвенных водорослей. Бот. ж., 41, 9. — Штина Э. А. (1969). Биомасса водорослей в почвах. Тез. докл. к конф. по вопросам численности и биомассы почвенных микроорганизмов. Л. — Штина Э. А. (1972). Основные направления в разработке методов изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Кировск. сельскохоз. инст.

Кировский
сельскохозяйственный институт.

Получено 30 IV 1975.

УДК 58.08 : 631.175 : 582.29

Л. Г. Бязров, И. Е. Старостина

КОСВЕННЫЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ МАССЫ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ [1]

L. G. BIAZROV, I. E. STAROSTINA. THE INDIRECT METHOD FOR DETERMINATION OF EPILITIC LICHENS MASS

Для определения массы плотно прикрепленных к субстрату эпилитных корковых и листоватых лишайников рекомендуется устанавливать средний вес массы лишайника на единице проективной поверхности слоевища и делать пересчет на всю проективную поверхность лишайника в синузии.

Эпилитные лишайники, т. е. лишайники, растущие на каменистом субстрате, большей частью имеют корковое или листоватое слоевище. Часто его довольно трудно отделить от субстрата, что препятствует прямому определению запаса массы этих своеобразных растений. В литературе сведения об их биомассе редки, хотя они и представляют определенный интерес для познания особенностей развития растительности на выходах скальных горных пород и на валунах.

При определении массы эпилитных лишайников обычно используют либо приемы, аналогичные методу укосов для сосудистых растений (Мартин, 1968), либо органическую массу лишайников рекомендуют рассчитывать по содержанию углерода (Родин и др., 1968; Fletcher, 1972). Однако первый способ (не вызывающий возражений в отношении видов, слоевища которых легко отделяются от субстрата), как и второй, практически трудно применимы, ибо требуют слишком больших затрат труда и времени при сравнительно невысокой точности результатов.

Стационарное изучение группировок лишайников в одном из горных районов Монгольской Народной Республики заставило нас искать более быстрый и не менее точный способ определения массы тех эпилитных лишайников, слоевища которых трудно отделимы от субстрата. При постановке работы мы исходили из следующего: а) для выявления и анализа лишайниковых группировок обычно применяются учетные площадки известной площади (Klement, 1955; Мартин, 1968; Трасс, 1970; Бязров, 1974); б) на таких учетных площадках почти всегда определяется относительная проективная поверхность талломов каждого вида (далее, говоря о поверхности лишайников, мы всегда подразумеваем проективную поверхность слоевища); в) при известной площади учетной площадки относительную поверхность лишайника легко выразить в абсолютных единицах; г) сравнительно плоский характер поверхности каменистого субстрата, а также биологические и морфологические особенности листоватых и корковых лишайников как организмов (вследствие которых свойства слоевища более или менее однообразны на его горизонтальном протяжении) определяют сравнительно однородное распределение их массы по поверхности субстрата.

---

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

Эти факты, а также опыт изучения массы эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах европейской части СССР (Бязров, 1971) направили нас на путь определения массы корковых и листоватых эпилитов через абсолютную поверхность их талломов.

Прежде всего необходимо было выяснить характер изменения веса слоевища в зависимости от размера проективной поверхности последнего и выразить этот вес в абсолютных единицах. Исследования проводились на Лесостепном стационаре Советско-Монгольской биологической экспедиции, расположенном на северном макросклоне магистрального Хангайского хребта в его юго-восточной части (территория госхоза Тэвшрулэх Ара-Хангайского аймака). С каменистого субстрата (сланцы, граниты) тщательно отделялись части слоевища лишайника *Aspicilia mikhnoi* (Zahlbr.) Oxn., одного из наиболее распространенных в условиях региона видов. Его таллом тонкий, до 0.3 мм толщины, рыжевато-каштанового или каштанового цвета. Граница отделяемой части слоевища намечалась остро заточенной металлической трубкой, после чего таллом слегка смачивался и отделялся от субстрата с помощью скальпеля и кисточки. Повторность для каждого размера поверхности слоевища — 500. Отделенная масса помещалась в пакетики из кальки, 24 часа сушилась при температуре 105° и взвешивалась на торсионных весах. При статистической обработке полученных данных (табл. 1) использовали пособие Г. Н. Зайцева (1973).

ТАБЛИЦА 1

Средний вес и другие статистические показатели частей слоевища *Aspicilia mikhnoi* с разной проективной поверхностью

Проективная поверхность, см²	Вес, мг			Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент вариации, %
	средний	минимальный	максимальный		
1	13.89±0.22	3.7	31.1	4.80	34.6
2	28.50±0.34	11.2	58.4	7.65	26.9
3	42.00±0.37	20.5	71.1	8.36	19.9
4	57.60±0.35	31.5	87.8	7.91	13.7
5	70.40±0.41	43.7	102.4	9.11	13.0

Достоверность полученных данных о среднем весе слоевища лишайника с единицы поверхности достаточно высокая (точность 0.6—1.6%). Их анализ позволяет ответить и на поставленный вопрос о характере зависимости веса слоевища от размера его поверхности — она прямолинейна. Это обстоятельство чрезвычайно важно, ибо отпадает необходимость построения эмпирической кривой связи веса лишайника с размером поверхности его таллома, а для определения общей массы достаточно иметь сведения о среднем весе лишайника на определенной поверхности субстрата и о поверхности слоевища в абсолютных единицах.

Эмпирическая формула регрессии, выведенная из полученных данных, имеет следующий вид

$$y = -0.33 + 14.17x,$$

где y — вес (в мг) массы лишайника с 1 см^2 проективной поверхности слоевища; x — проективная поверхность слоевищ (в см^2), массу которых необходимо определить.

Ошибка получаемого по формуле результата ± 7.56. Так как величина ошибки постоянная, то точность возрастает с увеличением размера абсолютной поверхности талломов (что отражают и данные табл. 1) — коэффициент вариации снижается с увеличением размера поверхности, уменьшается и доля ошибки среднего веса от 1.6 до 0.6%.

Средний вес слоевища единицы поверхности субстрата был определен (повторность — 500) еще у трех видов, часто встречающихся на каменистом субстрате в горной лесостепи Монголии. У *Parmelia tominii* Oxn. таллом листоватый, неправильно розетковидный, более или менее плотно прикрепленный к субстрату, с буровато-оливковой, коричневой блестящей поверхностью. Два других вида — *Acarospora chlorophana* (Wnbg.) Mass. и *Rinodina oreina* (Ach.) Mass. — имеют корковое слоевище. У первого вида оно в виде толстой ячеисто-бугорчатой корочки желтого или зеленовато-желтого цвета, у второго таллом в виде бледно- или серовато-желтоватых с зеленоватым оттенком розеток, плотно приросших к субстрату.

Анализ данных (табл. 2) также свидетельствует о высокой достоверности полученных результатов (точность определения среднего веса 0.35—1.80%).

ТАБЛИЦА 2

Средний вес массы эпилитных лишайников и другие статистические показатели 1 см^2 проективной поверхности слоевищ

Вид	Вес, мг			Среднее квадратичное отклонение	Коэффициент вариации, %
	средний	минимальный	максимальный		
Acarospora chlorophana	40.65±0.14	17.0	85.0	3.30	8.1
Aspicilia mikhnoi	13.88±0.22	3.7	31.1	4.80	34.6
Rinodina oreina	25.11±0.44	10.1	68.6	9.84	39.2
Parmelia tominii	54.68±0.77	20.9	97.9	17.20	31.4

Обращает на себя внимание значительная разница показателей среднего веса слоевищ лишайников разных видов на единицу проективной поверхности субстрата. Планируя нашу работу, мы предполагали, что разные виды лишайников, естественно, будут отличаться друг от друга по среднему весу массы на единицу поверхности субстрата. Но мы полагали, что разница будет не столь велика и данные, полученные для нескольких видов корковых лишайников, можно будет распространить на значительную группу лишайников с подобной формой слоевища, так же как результаты для листоватой пармелии — на виды с аналогичной формой таллома. Однако это предположение не подтвердилось. Средний вес массы лишайника на единицу поверхности субстрата необходимо устанавливать для каждого вида, общая масса которого будет определяться по его поверхности.

Выше уже указывалось, что точность результата определения общей массы лишайника по среднему весу массы на единицу поверхности субстрата и общую поверхность слоевищ возрастает с увеличением развиваемой видом проективной поверхности. Достоверное определение массы лишайников подобным способом возможно лишь при условии, что эта поверхность не ниже величины, устанавливаемой требуемой точностью исследования. В нашем случае чтобы получить результаты с точностью 5%, показатели среднего веса массы с 1 см^2 поверхности слоевищ можно распространять лишь на такие варианты, в которых в группировке поверхность у *Acarospora chlorophana* не менее 10 см^2, у *Aspicilia mikhnoi* — 180, у *Rinodina oreina* — 240, у *Parmelia tominii* — 160.

Результаты проведенного исследования дают основание рекомендовать при стационарном изучении лихеносинузий или при длительной работе в одном регионе изложенный косвенный метод определения массы эпилитных лишайников, слоевища которых плотно прикреплены к субстрату. Он включает в себя ряд последовательных этапов работы:

1) при характеристике лишайниковых группировок на учетных площадках известной площади определяется проективная поверхность каждого вида лишайников в абсолютных единицах;

2) для видов, играющих заметную роль в лишайниковой растительности региона, с требуемой степенью точности определяется средний вес массы клоевища на единицу абсолютной поверхности субстрата;

3) в связи с прямолинейной зависимостью веса таллома от размера его проективной поверхности средний вес массы на единицу поверхности субстрата без каких-либо поправочных коэффициентов умножается на проективную поверхность данного вида, выраженную в абсолютных единицах. Полученная величина и будет массой этого лишайника в синузии.

Подобный способ определения массы пригоден и для лишайников, растущих на других субстратах и плотно к нему прикрепленных. Преимущество его перед уже используемыми методами определения массы корковых и листоватых лишайников заключается в значительном ускорении процесса определения этого важного показателя. Затраты труда на определение среднего веса массы на единицу поверхности субстрата затем окупаются возможностью быстрого определения массы по показателям, получаемым при описании лишайниковых группировок. В условиях одного региона этим методом массу лишайников можно определить практически во всех группировках, сформированных широко распространенными корковыми и листоватыми видами; при этом, однажды установив средний вес массы лишайника с единицы поверхности, в условиях этого района его можно использовать очень длительный период. Необходимо также отметить, что величина прироста у этих групп лишайников обычно выражается в линейных единицах (Корчагин, 1960; Steiner, 1965). Этот показатель можно выразить и в единицах поверхности слоевища в отношении к его поверхности в начале наблюдений (Beschel, 1958). Подобные данные вместе с установленным средним весом массы на единицу поверхности субстрата дадут возможность с известной степенью точности получить сведения о приросте лишайников в весовых единицах.

В заключение считаем своим приятным долгом поблагодарить руководителей экспедиции (Л. Н. Медведев) и стационара (И. А. Банникова) за создание условий для проведения этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бязров Л. Г. (1971). Распределение фитомассы эпилитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны широколиственно-еловых лесов. Лесоведение, 5. — Бязров Л. Г. (1974). Лишайниковые синузии в лиственничнике раз. нотравном (Хангайский хребет, МНР). Бот. ж., 59, 10. — Зайцев Г. Н. (1973)- Методика биометрических расчетов. — Корчагин А. А. (1960). Определение возраста и длительности жизни лишайников. В кн.: Полевая геоботаника, 2. — Мартин Ю. Л. (1968). О динамике биомассы в моренных лишайниковых синузиях. Матер. отчетн. сессии Инст. экол. растений и животных Уральск. ФАН СССР за 1967 г., Ботаника, Свердловск. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Трасс Х. Х. (1970). Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии. Уч. зап. Тартуск. унив. — Beschel R. (1958). Flechtenvereine der Städte, Stadtflechten und ihr Wachstum. Berichte Naturwissenschaftich-medizinischen Vereins in Insbruck, 52. — Fletcher A. (1972). A method for estimating the dry weights of crustaceous saxicolous lichens. Lichenologist, 5, 3—4 : 314—316. — Klement O. (1955). Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Fedd. Repert., 135 : 5—194. — Steiner M. (1965). Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Flechten. In: Handbuch d. Pflanzenphysiologie, 15/1 : 758—801.

Совместная
Советско-Монгольская комплексная
биологическая экспедиция,
Москва.

Получено 17 V 1976.

ТОМ 62 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1977, № 2

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (571.13+571.14+571.15+571.16)

Г. А. Пешкова

ТРИ НОВЫХ ВИДА СЕМЕЙСТВА АСТРОВЫХ (СЛОЖНОЦВЕТНЫХ) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

G. A. PESHKOVA. THREE NEW SPECIES OF THE FAMILY *ASTERACEAE* (*COMPOSITAE*) FROM CENTRAL SIBERIA

Приводятся латинские диагнозы 3 видов, выделенных в результате критической обработки семейства астровых по материалам Гербария им. М. Г. Попова (Иркутск): *Saussurea chamarensis*, *Rhaponticum chamarense* и *Taraxacum chamarense*.

Составление критической сводки «Флора Центральной Сибири» потребовало пересмотра материалов, хранящихся в Гербарии им. М. Г. Попова. Выявлено 3 новых вида, описание которых дается в настоящем сообщении.

Saussurea chamarensis Peschkova sp. nov. — Caules 25—60 cm alti, recti, anguste alati, glandulis punctatis nitidis in ramulis inflorescentiae densissime obtecti. Folia radicalia ad anthesin evanescentia, caulina inferiora petiolis haud longis, alatis, decurrentibus, laminis 5—12 cm longis, 2—6(7.5) cm latis, ovatis vel oblongo-ovatis, basi late cuneatis vel rotundatis, apice breviter acutatis, margine dentibus longis acutis, crebris praeditis, utrinque viridia, subtus punctato-glandulosa, supra pilis rigidiusculis, articulatis tecta; caulina media sessilia, minora, decurrentia, suprema anguste linearia. Calathidia 3—5 in corymbis partialibus apice caulium et ramorum sitis inflorescentiam paniculatam formantia.Involucri ad 10 mm longi, 5—7 mm lati, phylla imbricata, ovato-lanceolata vel lanceolata, apice acuta, obscura, subglabra, subindistincte araneoso-pilosa et minute punctato-glandulosa. Receptaculum paleaceum, paleis lineari-subulatis ad 6 mm longis densis praeditum. Flores violaceo-rosei.

Typus: Chamar, 1828, Turczaninow (LE).

Affinitas. *S. parviflorae* affinis est, a qua caulibus, foliis et involucriphyllis glandulosis bene differt.

Habitatio in regionibus alpina et subalpina Chamar-Daban et in Sajanensibus orientalius in lapidoso-schistosis crescit et interdum ad regionem silvaticam descendit.

Паратипы (paratypi). Иркутская область, хр. Хамар-Дабан: In lapidosis ad fl. Sneschnoj, 1830, Turczaninow; Култук, подгольцовая зона, 10 VII 1915, Цинзерлинг; верховье р. Быстрой, на скалистом склоне, 13 VII 1915, он же; окр. Маргасанской сопки, подгольцовый пояс, у верхней границы кедрового редколесья, на россыпи по склону к р. Б. Солбак (приток р. Утулика), 13 VIII 1962, n° 1817, М. Иванова. БАССР, Тункинский район: In pratis sylvaticis prope Ircutiam et cetera, 1830, Turczaninow; р. Норин-Хоре, 4 VIII 1902, В. Л. Комаров; там же, устье р. Норин-Хоре, 5 VIII 1902, он же; урочище Аршан, гольцы, цирк, 21 VIII 1953, М. Г. Попов; Окинский р-н: долина р. Оки против Буксоя, 7 VIII 1902, В. Л. Комаров; между Гарганом и Каштаком, 7 VIII 1902, он же; правый берег р. Урика, окр. пос. Урик, г. Чертова, верхняя граница леса, 7 VIII 1959, n° 845, Л. В. Бардунов.

Rhaponticum chamarense Peschkova sp. nov. — Rhizoma crassum horizontale, repens, fibrillis numerosis. Caules 25—90 cm alti, recti, sulcati, subglabri vel pilis multicellularibus longis sparsis sub calathidio densioribus tecti. Folia 7—25 cm longa, 2—8 cm lata, inferiora et media breviter petiolata, pinnatisecta vel pinnatifida, laciniis vel lobis 3—5(6)-jugis lanceolatis margine inaequidentatis, superiora sessilia subintegra, grosse dentata, pilis multicellularibus crassiusculis longis utrinque vel subtus tantum, ad nervos praecipue tecta; indumentum araneosum ad anthesin subevanescens. Calathidia solitaria, 5—6 cm lata. Involucri phylla exteriora appendiculata, appendice recurvata paleacea late ovata apice sensim acutata, utrinque dense et molliter pilosa praedita. Achenia 4—5 mm longa, ca 2 mm lata, fusca vel pallide brunnea.

Typus: jugum Chamar-Daban, ostium fl. Marta, affluxionis fl. Dzun-Murin, regio subalpina, 1700 m. s. m., in altiherbosis, ad fonticulum, n° 1528, 30 VII 1962, M. Ivanova. (LE, isotypus IRK).

Affinitas. Species *Rh. carthamoidi* (Willd.) Iljin s. str. affinis, a quo laciniis foliorum paucijugis (3—5 rarissime 6-jugis, nec 5—8-jugis) et involucri phyllis exterioribus densius et appresse pilosis differt.

Habitatio prata subalpina altiherbosa.

Area geographica bene limitata, jugum Chamar-Daban et Alpes Tunkenses.

Паратипы (paratypi). Хр. Хамар-Дабан: Выдринский голец, гора Мангалы, 15 VIII 1952, Л. В. Бардунов; гора Тулган, 15 VII 1956, Л. И. Малышев; верховье р. Спусковой, левого притока р. Утулик, субальпийский луг, 23 VI 1962, n° 340, М. М. Иванова; там же, 20 VII 1962, n° 1511, она же; истоки р. Шебутуя, левого притока р. Утулик, подгольцовый пояс, ерник из круглолистной березки, 14 VII 1962, n° 998, она же; голец между истоками рек Малой и Большой Быстрой, подгольцовый пояс, субальпийский лужок во впадине среди ерника, 1 VIII 1962, n° 1567, она же; истоки р. Дунда-Сага, левый приток р. Темника, 1660 м над ур. м., подгольцовый пояс, луговинка на южном склоне к долине реки, 11 VIII 1963, n° 1197, она же. Тункинские альпы: р. Тубота, подгольцовый пояс, на субальпийском лугу, 1 IX 1957, Л. И. Малышев.

Следует отметить, что на прилегающей с запада территории восточного Саяна произрастает не *Rh. carthamoides* s. str., к которому описываемый нами вид очень близок, а другой, менее родственный ему вид *Rh. orientale* (Serg.) Peschkova, comb. nov. — *Leuzea carthamoides* (Willd.) DC. ssp. *orientalis* Serg. (*Leuzea orientalis* Serg.) in Kryl. (1949) Флора Зап. Сиб., 11 : 2943. Ареал *Rh. carthamoides* s. str. находится гораздо западнее и охватывает гольцы западного Саяна, Алтая, Тарбагатая и Джунгарского Алатау. В западном Саяне и на Алтае произрастают *Rh. carthamoides* и *Rh. orientale*, ареалы их здесь перекрываются. Только на этой территории Ю. Д. Сосковым (1959) выявлены переходные формы, которые, по всей вероятности, являются следствием гибридизации обоих видов, растущих в близком соседстве. В гербарии Ботанического института АН СССР промежуточных форм нами не обнаружено. Не отметила их существования и Л. П. Сергиевская при первом описании (1949) и позднее (1964). В данном случае мы имеем явление, аналогичное тому, какое наблюдается на стыке ареалов лиственниц сибирской и Гмелина, где отмечены многочисленные гибридные формы, выделенные даже в отдельный вид *Larix czekanovskii* Czaf. (Бобров, 1972). В связи с этим, нам кажется, нет оснований для объединения *Rh. carthamoides* и *Rh. orientale* в один вид, как это делает Сосков (1959).

На территории Центральной Сибири произрастает другая пара видов: *Rh. orientale* (большая часть восточного Саяна, за исключением крайнего юго-востока) и *Rh. chamarense* (хр. Хамар-Дабан и Тункинские гольцы). Промежуточных форм между ними в нашем гербарии пока нег.

Taraxacum chamarense Peschkova sp. nov. — Planta glabra, radice palari crassa. Folia unacum petiolis (5) 10—25 cm longa, (1.5) 2—5 cm lata, obovata vel oblongo-lanceolata, glabra, margine paucidentata vel indistincte sinuata-dentata, rarius haud profunde pinnatilobata. Scapi

(10) 15—40 cm alti, solitarii, glabri, sub calathidio tantum lanuginoso-pilosi, foliis longiores (in fructibus praecipue). Involucri 12—15 mm lati, 15—18 mm longi, phylla atro-viridia vel subnigra, omnia distincte corniculata, exteriora cornibus inaequimagnis (in eodem involucro) 1—4 mm longis, ovata vel oblongo-ovata, interioribus duplo breviora, eis pro more appressa. Flores flavi, exteriores subtus obscure striati, sicci saepe albidi vel pallide flavi. Achenia matura rubro-lateritia deindè brunnea, parte dilatata 4.5—5 mm longa, pyramide 0.6—0.8 mm longa, rostro et pappo subaequilongis, 7—8 mm longis.

Typus: jugum Chamar-Daban, fontes fl. Mischicha, 1380 m. s. m., regio subalpina, ad ripam fluvii in arena humida, n° 1731, 20 VIII 1963, M. M. Ivanova (LE, isotypus IRK).

Affinitas. Species *T. altaico* Schischk. affinis, a quo acheniis rubro-lateritiis et involucri phyllis exterioribus inaequimagne corniculatis differt.

Habitatio in regionibus alpina et subalpina jugi Chamar-Daban, ubi in pratis altiherbosis, saxis humidis, ad ripas fluviorum et rivulorum vulgo obvenit, interdum ad regionem silvaticam descendit.

Паратипы (paratypi). Хр. Хамар-Дабан: правый исток р. Маргасан, верхняя граница кедрового редколесья, на скалах у водопада, 18 VIII 1962, n° 1988, М. Иванова; берег р. Лангатуя, абс. выс. 600 м, 14 VI 1963, n° 44, она же.

Считаю своим приятным долгом искренне поблагодарить С. Ю. Липшица за ценные советы при подготовке к описанию нового вида соссюреи.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1972). Краткий обзор видов лиственниц *Larix* Mill. Нов. сист. высш. раст., 9. — Сергиевская Л. П. (1949). Род *Leuzea* DC. во «Флоре Зап. Сиб.», 11. — Сергиевская Л. П. (1964). Род *Rhaponticum* Adans. во «Флоре Зап. Сиб.», 12 (2). — Сосков Ю. Д. (1959). К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 19.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
СО АН СССР,
г. Иркутск.

Получено 28 VI 1976.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 576.13 : 58 (571.56)

П. Г. Жукова, А. А. Коробков, А. Д. Тихонова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ВОСТОКА АРКТИЧЕСКОЙ ЯКУТИИ

P. G. ZHUKOVA, A. A. KOROBKOV, A. D. TIKHONOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANT SPECIES IN THE EASTERN ARCTIC JAKUTIA

Излагаются результаты определения хромосомных чисел у 136 видов сосудистых растений из низовий рек Колымы и Индигирки, где кариологические исследования ранее не проводились. Впервые публикуются данные о хромосомных числах четырех видов. Обсуждаются случаи внутривидовой кариологической дифференциации у *Batrachium trichophyllum* (Chaix) v. d. Bosche ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen, *Ranunculus gmelinii* DC., *Draba parvisiliquosa* Tolm., *Oxytropis leucantha* (Pall.) Bunge emend. Welsh и других видов. У исследованного образца *Salix polaris* Wahlb. обнаружена соматическая полиплоидия; кроме обычного для этого вида числа $2n=114$, в клетках одного корня установлено число хромосом $2n > 200$. Довольно необычное число $2n \approx 64$ оказалось у *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.-Bip. Возможно, оно принадлежит апомиктической расе этого вида, поскольку в роде *Tanacetum* основное число $x=9$.

Настоящая статья входит в серию публикаций группы сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР (БИН), проводящих планомерные кариологические исследования сосудистых растений Советской Арктики (Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1976)

В этом сообщении излагаются результаты подсчета хромосомных чисел у растений из низовий рек Колымы и Индигирки, где кариологические исследования ранее не проводились. Летом 1973 г. в низовьях Колымы (окрестности пос. Походск) фиксацию кариологического материала проводила А. Д. Тихонова. В 1974 г. в низовьях Индигирки (окрестности пос. Чокурдах и район среднего течения р. Шандрин), а также в Кондаковских горах (верховья ручья Тугучан) растущие кончики корней фиксировали А. А. Коробков и М. А. Михайлова. Для части видов корни для фиксации получены путем проращивания семян, собранных в уже упомянутых пунктах и на правом берегу Индигирки в 40 км ниже пос. Чокурдах (пункт Семиручье) и в низовьях р. Омолон (бассейн Колымы). Использованы также проросшие семена гербарных образцов, собранных Т. М. Королевой и В. В. Петровским в 1975 г. в окрестностях поселков Черский и Петушки (низовья Колымы).[1] Цитологическая часть исследования выполнена П. Г. Жуковой и А. Д. Тихоновой. Постоянные препараты и гербарные образцы хранятся в Гербарии БИНа.

Результаты исследования хромосомных чисел 136 видов растений сведены в таблицу. Краткие комментарии посвящены случаям внутривидовой кариологической дифференциации и числам, впервые определенным для некоторых таксонов.

При исследовании числа хромосом у двух морфологических рас *Salix glauca* в обоих случаях обнаружено $2n=114$. Растения из окрестностей Походска собраны на заливаемой пойме, где они образуют сплошные за-

---

[1] В списке изученных видов образцы, у которых проращивались семена, после указания года и порядкового номера имеют буквы «СГ» (семена, гербарий). Растения, с которых брались семена, хранятся в Гербарии БИНа (LE).

Хромосомные числа исследованных видов

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Agrostis anadyrensis Socz., 74-52 M	56	Хр. Улахан-Тас
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb., 74-15 X	56	Р. Шандрин
Arctophila fulva (Trin.) Anders., 73-53 T	42	Пос. Походск
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., 73-115 T	14	» »
Hordeum jubatum L., 75-1537 СГ	28	Пос. Черский
Calamagrostis holmii Lange, 74-30 M	28	Р. Шандрин
74-36 M	28	» »
C. purpurascens R. Br., 75-1550 СГ	42	Пос. Черский
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev., 74-25 X	52	Р. Шандрин
Festuca brachyphylla Schult., 74-11 M	42	» »
74-44 M	42	» »
Hierochloё alpina (Libljebl.) Roem. et Schult., 74-45 M	56	» »
74-37 X	56	Хр. Улахан-Тас
H. pauciflora R. Br., 74-35 M	28	Р. Шандрин
Bromus pumpellianus Scribn., 75-1544 СГ	56	Пос. Черский
Poa arctica R. Br., 74-35 X	70	Хр. Улахан-Тас
P. alpigena (Fr.) Lindem. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand., 74-26 X	56	Р. Шандрин
73-54 T	60	Пос. Походск
P. glauca Vahl, 75-1535 СГ	56	Пос. Черский
Puccinellia borealis Swall., 74-41 M	42	Р. Шандрин
74-20 X	42	» »
Roegneria macroura (Turcz.) Nevski, 74-31 M	28	» »
74-54 M	28	Хр. Улахан-Тас
Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *litoralis* Rupr. (Roshev.), 74-33 M	14	Р. Шандрин
T. spicatum (L.) Richt., 74-21 X	28	» »
Carex aquatilis Wahlb., 73-46 T	76	Пос. Походск
C. chordorrhiza Ehrh., 73-23 T	70	» »
C. rariflora (Wahlb.) Smith, 74-36 X	52	Хр. Улахан-Тас
C. saxatilis L., 73-52 T	80	Пос. Походск
C. stans Drej., 73-80 T	76	» »
74-11 X	76	Р. Шандрин
C. vaginata Tausch, 73-24 T	32	Пос. Походск
Eriophorum angustifolium Honck., 73-03 T	58	» »
E. russeolum Fries, 74-04 X	58	Р. Шандрин
E. vaginatum L., 73-123 T	58	Пос. Походск
Luzula nivalis Laest., 74-38 X	24	Хр. Улахан-Тас
Iris setosa Pall., 75-01 V	38	Пос. Петушки
Zygadenus sibiricus (L.) A. Gray, 75-03 V	32	» »
Salix bebbiana Sarg. (=*S. xerophila* Flod.), 75-02 V	38	» »
S. boganidensis Trautv., 73-83 T	38	» »
74-38 M	38	Р. Шандрин
S. glauca L., 73-15 T	114	Пос. Походск
74-14 X	114	Р. Шандрин
S. hastata L., 74-34 M	38	» »
S. myrtilloides L., 73-95 T	38	Пос. Походск
+*S. polaris* Wahlb., 74-08 X *	114, > 200	Р. Шандрин
S. pulchra Cham., 74-18 M	76	» »
74-34 X	76	Хр. Улахан-Тас
Salix reticulata L., 74-51 M	38	» »
S. sphenophylla A. Skvortz., 74-26 M	38	Р. Шандрин
++*S. udensis* Trautv. et C. A. Mey., 73-57 T	38	Пос. Походск
Alnus fruticosa Rupr., 73-34 T	28	» »
Betula exilis Sukacz., 73-18 T	28	» »
73-06 T	28	» »
Polygonum humifusum Pall., 75-1564 СГ	20	Пос. Черский
P. tripterocarpum A. Gray, 74-19 X	40	Р. Шандрин
P. viviparum L., 73-104 T	80	Пос. Походск
Rumex sibirica Hult., 73-14 T	20	» »
74-22 M	20	Р. Шандрин
Monolepis asiatica Fisch. et C. A. Mey., 74-39 M	18	» »
73-48 T	18	Пос. Походск

---

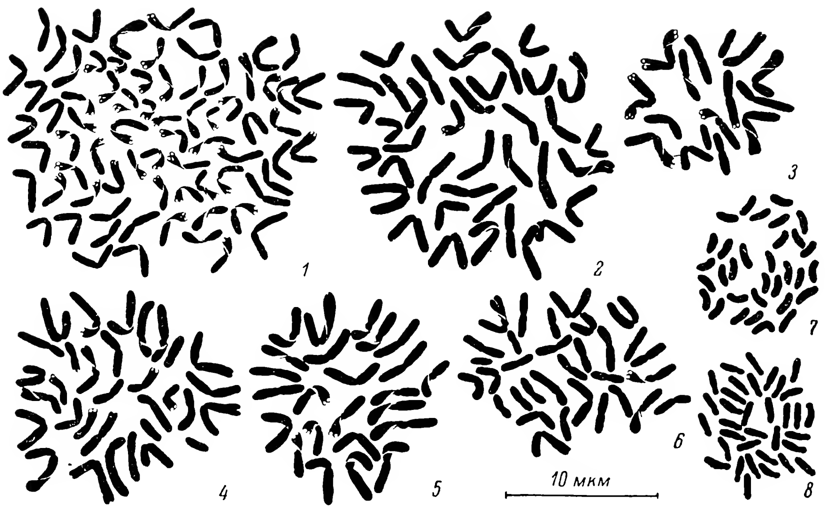
* Знаком + отмечаются виды, для которых указываются новые хромосомные числа, а знаком ++ — виды, для которых данные по числу хромосом публикуются впервые.

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Arenaria tschuktschorum Regel, 75-1540 СГ	22	Пос. Черский
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht., 74-60 СГ	72	Р. Шандрин
Dianthus repens Willd., 75-1539 СГ	60	Пос. Черский
Gastrolychnis affinis (Vahl.) Tolm. et Kozh., 74-61 СГ	48	Хр. Улахан-Тас
++*G. angustiflora* Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh., 74-87 СГ	48	Пункт Семиручье
++*G. ostenfeldii* (A. E. Porsild) Petrovsky, 73-17 СГ	72	Пос. Походск
Merckia physodes (DC.) Fisch. ex Cham. et Schlecht., 74-25 М	68	Р. Шандрин
++*Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn., 74-138 СГ	52	Хр. Улахан-Тас
M. rubella (Wahlb.) Graebn., 74-56 СГ	24	Р. Шандрин
Stellaria ciliatosepala Trautv., 73-50 Т	104	Пос. Походск
Lychnis sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm., 75-1552 СГ	24	» »
Anemone richardsonii Hook., 74-28 М	14	Р. Шандрин
+*Batrachium trichophyllum* (Chaix) v. d. Bosche ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen, 73-85 Т	24	Пос. Походск
Caltha arctica R. Br., 74-16 М	60	Р. Шандрин
Delphinium chamissonis Walp. ex Spreng., 74-06 М	16	» »
Ranunculus gmelinii DC., 73-35 Т	16	Пос. Походск
74-42 М	32	Р. Шандрин
R. hyperboreus Rottb., 74-09 Х	32	» »
R. nivalis L., 74-13 Х	48	» »
R. pallasii Schlecht., 73-51 Т	32	Пос. Походск
73-119 Т	32	» »
74-17 Х	32	Р. Шандрин
R. pygmaeus Wahlb., 74-21 М	16	» »
R. repens L., 73-91 Т	32	Пос. Походск
73-101 Т	32	» »
R. turneri Greene ssp. *jacuticus* (Ovcz.) Tolm., 73-17 Т	28	» »
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh., 74-142 СГ	42	Хр. Улахан-Тас
74-23 Х	42	Р. Шандрин
74-137 СГ	42	Пункт Семиручье
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch., 73-501 СГ	16	Пос. Походск
74-1423 СГ	16	Р. Шандрин
Arabis petraea (L.) Lam. ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. (=*A. media* N. Busch), 74-81 СГ	16	Хр. Улахан-Тас
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz, 75-1542 СГ	14	Пос. Черский
Draba cinerea Adams, 74-88 СГ	48	Пункт Семиручье
++*D. parvisiliquosa* Tolm., 74-57 СГ	32	Р. Шандрин
Erysimum pallasii (Pursh) Fern., 74-80 СГ	36	Хр. Улахан-Тас
Erysimum hieracifolium L., 75-1555 СГ	48	Пос. Черский
Eutrema edwardsii R. Br., 73-40 Т	42	Пос. Походск
Rorippa palustris (Leyss.) Bess., 73-33 Т	32	» »
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht., 74-40 М	18	Р. Шандрин
P. palustris L., 73-129 Т	18	Пос. Походск
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries, 73-36 Т	24	» »
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit., 74-27 М	> 100	Р. Шандрин
S. punctata L., 74-57 М	> 70	Хр. Улахан-Тас
Comarum palustre L., 73-78 Т	42	Пос. Походск
Dryas punctata Juz., 74-24	18	Р. Шандрин
Potentilla hyparctica Malte s. l., 74-53 СГ	28	» »
P. norvegica L., 73-18 СГ	56	С. Андрюшкино
P. stipularis L., 74-52 СГ	28	Р. Шандрин
P. tundrarum Juz., 75-1554 СГ	28	Пос. Черский
Rubus arcticus L., 73-20 Т	14	Пос. Походск
R. sachalinensis Levl., 75-11 V	28	Пос. Петушки
Astragalus alpinus L. ssp. *alpinus*, 75-1543 СГ	32	Пос. Черский
A. schelichowii Turcz., 75-1549 СГ	16	» »

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
A. tugarinovii N. Basil., 74-72 СГ	48	Хр. Улахан-Тас
74-77 СГ	48	» »
74-79 СГ	48	» »
Hedysarum obscurum L., 74-150 СГ	14	Пункт Семиручье
Oxytropis deflexa (Pall.) DC., 74-86 СГ	16	» »
O. nigrescens (Pall.) Fisch., 74-74 СГ	16	Хр. Улахан-Тас
++*O. ochotensis* Bunge, 73-55 Т	64	Пос. Походск
O. leucantha (Pall.) Bunge emend. Welsh (=*O. schischkinii* auct.), 74—71 СГ	96	Хр. Улахан-Тас
74-73 СГ	96	» »
74-78 СГ	96	» »
74-135 СГ	48, 96	» »
Vicia macrantha (Turcz.) Jurtz., 75—1536 СГ	24	Пос. Черский
Chamaenerium angustifolium (L.) Scop., 75-1553 СГ	36	» »
Epilobium palustre L., 73-32 Т	36	Пос. Походск
Hippuris vulgaris L., 73-58 Т	32	» »
74-43 М	32	Р. Шандрин
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench, 73-26 Т	22	Пос. Походск
Pyrola grandiflora Rad., 73-43 Т	46	» »
74-10 М	46	Р. Шандрин
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lange, 74-20 М	24	» »
V. vitis-idaea L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult., 74-12 Х	24	» »
Androsace septentrionalis L., 74-59 СГ	20	» »
Gentiana barbata Froel., 75-1560 СГ	78	Пос. Черский
Polemonium humile Willd., 74-31 Х	18	Р. Шандрин
Thymus oxyodontus Klok., 75-1563 СГ	28	Пос. Черский
Pedicularis lapponica L., 73-11 Т	16	Пос. Походск
P. sceptrum-carolinum L., 73-105 Т	32	» »
P. sudetica Willd., 73-96 Т	16	» »
P. sudetica Willd. ssp. *interioroides* Hult., 73-44 Т	16	» »
P. villosa Ledeb., 75-1547 СГ	16	Пос. Черский
Galium boreale L., 75-1558 СГ	66	» »
G. verum L., 75-1557 СГ	44	» »
Valeriana capitata Pall., 73-41 Т	56	Пос. Походск
73-42 Т	56	» »
73-47 Т	60	» »
74-15 М	60	Р. Шандрин
+*Veronica incana* L., 75-1546 СГ	34	Пос. Черский
Antennaria dioica (L.) Gaertn., 75-1561 СГ	28	» »
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin, 74-63 СГ	76	Хр. Улахан-Тас
A. iljinii (Maguire) Iljin, 75-1548 СГ	56	Пос. Черский
Artemisia dracunculus L., 73-601 СГ	18	Пос. Черский
73-602 СГ	18	» »
75-1551 СГ	18	» »
73-05 СГ	18	Низовья р. Омолон
74-05 М	18	Р. Шандрин
74-93 СГ	18	Пункт Семиручье
A. furcata Bieb., 74-55 М	18	Хр. Улахан-Тас
A. tilesii Ledeb., 74-53 М	18	» »
74-64 СГ	18	» »
74-94 СГ	18	Пункт Семиручье
Erigeron elongatus Ledeb., 75-1538 СГ	18	Пос. Черский
E. eriocephalus Vahl, 74-06 Х	18	Р. Шандрин
74-54 СГ	18	» »
74-55 СГ	18	» »
Nardosmia frigida (L.) Hook., 74-08 М	60	» »
Senecio atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch., 74-62 СГ	48	Хр. Улахан-Тас
74-04 М	48	Р. Шандрин
74-32 М	48	» »
74-03 М	48	Пос. Чокурдах
S. congestus (R. Br.) DC., 73-98 Т	48	Пос. Походск
+*Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.-Bip., 74-23 М	$\approx$64	Р. Шандрин
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l., 74-70 СГ	24	Хр. Улахан-Тас
Tripleurospermum subpolare Pobed., 74-24 М	18	Р. Шандрин



1 — *Gastrolychnis ostenfeldii* (A. E. Porsild) Petrovsky, 2n=72; *2* — *Iris setosa* Pall., 2n=38; *3* — *Ranunculus gmelinii* DC., 2n=16; *4* — *R. gmelinii* DC., 2n=32; *5* — *Batrachium trichophyllum* (Chaix) v. d. Bosche ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen, 2n=24; *6* — *Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray, 2n=32; *7* — *Draba parvisiliquosa* Tolm., 2n=32; *8* — *Veronica incana* L., 2n=34.

росли высотой около 1—1.5 м. По морфологическим признакам эти образцы более всего соответствуют расе, выделяемой А. К. Скворцовым в ранге подвида ssp. *indigirkense* (Скворцов, in Herb.). На Аляске растения такого типа относятся к группе, именуемой «Western phase» (Argus, 1965, 1973), но у них число хромосом 2n=76. Растения, собранные в бассейне Индигирки на склоне высокой древней террасы, образуют заросли высотой до 1 м. По общему облику и некоторым морфологическим признакам эти образцы относятся к выделяемой на северо-западе Америки группе «Rocky Mountain phase», в составе которой отмечены растения с 2n=114 (Argus, 1965, 1973).

У исследованного образца *Salix polaris* в клетках одного корня обнаружено число хромосом 2n > 200. В остальных корнях установлено нормальное для этого вида число хромосом 2n=114. По-видимому, в первом случае имеет место соматическая полиплоидия.

Повторно определено хромосомное число у *Gastrolychnis ostenfeldii* — вида, до недавнего времени считавшегося сугубо западноамериканским, но впоследствии обнаруженного на о. Врангеля (Петровский, 1973). Как и у растений с о. Врангеля (Жукова, неопубликованные данные), у нижнеколымской популяции *G. ostenfeldii* найдено число 2n=72.

У *Batrachium trichophyllum* впервые обнаружено число 2n=24 (ранее были известны числа 2n=32 и 48: Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Исследованные растения представляют собой погруженную в воду форму этого вида до 50 см высотой, с цветками диаметром около 15 мм. Образцы морфологически ничем не отличаются от популяций соседних тундровых водоемов, относимых нами к ssp. *lutulentum*.

Разные хромосомные числа определены у *Ranunculus gmelinii*. Растения из низовий Колымы имеют 2n=16. Эти образцы, собранные в небольшой лужице (канаве), миниатюрны: поперечник пластинок надводных листьев 4—7, диаметр цветков 5—6 мм. Стебли и листья имеют негустое, довольно характерное для этого вида опушение. Растения из бассейна Индигирки, у которых 2n=32, отличаются более крупными размерами. Высота стеблей у экземпляров, росших в озерке, превышает 20 см, поперечник пластинок надводных листьев 9—10, диаметр цветков — 8—9 мм. Эти признаки и очень слабое опушение сближают данную форму с американской расой *R. gmelinii* ssp. *purshii* (Richards.) Hult. (Hultén, 1944, 1968). У американского образца, относящегося к последнему подвиду, определено число хромосом 2n=64 (Mulligan, Porsild, 1969). А. и Д. Лёве

(A. Löve, D. Löve, 1975) относят тетраплоидную форму *R. gmelinii* к особому виду *R. limosum* Nutt., признаки которого нам неизвестны.

Новое хромосомное число 2n=32 выявлено у *Draba parvisiliquosa*. Ранее у этого вида было известно только 2n=48 (Жукова, неопубликованные данные).

Определенное нами у *Potentilla hyparctica* хромосомное число 2n=28 принадлежит образцам, которые по морфологическим признакам напоминают растения горных районов южной Сибири, обычно определяемые как *P. gelida* C. A. Mey. Подобно этим последним исследованная нами форма встречается в местах долгого залеживания снега, обнаруживая таким образом и экологическое сходство с *P. gelida*. В аналогичных условиях растения такого типа отмечены в разных пунктах Чукотки, при этом во всех случаях было определено такое же число: 2n=28 (Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1976). У *P. gelida* хромосомное число 2n=28 определено в популяции из Северной Монголии (Mesiček, Soják, 1969), ранее же приводилось только гексаплоидное число 2n=42 (ХЧЦР, 1969). Мы относим изученные нами растения не к *P. gelida*, а к весьма полиморфной *P. hyparctica* Malte s. l. (*P. emarginata* Pursh s. l.), у которой также известно 2n=28 (хотя более обычно 2n=42), из-за наличия многих образцов, обладающих промежуточными признаками, т. е. совмещающих особенности *P. hyparctica* и *P. gelida*.

Два хромосомных числа 2n=48 и 96 обнаружены у *Oxytropis leucantha* (Pall.) Bunge emend. Welsh s. l. — вида, представляющего комплекс полиморфных рас.

Удалось уточнить число хромосом у диплоидных растений *Veronica incana*. Как известно, тетраплоидная раса *V. incana* имеет 2n=68 (ХЧЦР, 1969). У якутских растений этого вида, собранных в верховьях Индигирки, было определено число 2n=32 (Жукова и др., 1973). По-видимому, этот подсчет был сделан на некачественном препарате, содержащем неполный для данного вида набор хромосом. Подсчеты на новом материале выявили у *V. incana* 2n=34.

Довольно необычное число хромосом 2n $\approx$ 64 оказалось у *Tanacetum bipinnatum*. Возможно, в данном случае мы имеем дело с апомиктической расой (или экземпляром) вида, поскольку у видов рода *Tanacetum* основное число x=9.

Обнаружение новых хромосомных рас у целого ряда таксонов флоры Северо-Восточной Якутии ставит новые вопросы перед исследователями флоры этой обширной горной страны.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Argus G. W. (1965). The taxonomy of the *Salix glauca* complex in North America. — Argus G. W. (1973). The genus *Salix* in Alaska and the Yukon. — Hultén E. (1944). Flora of Alaska and Yukon, 4. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Löve A., D. Löve. (1975). Cytotaxonomical Atlas of the Arctic flora. — Mesiček J., J. Soják. (1969). Chromosome counts of some Mongolian plants. Flora, geobot. phytotax., 4. — Mulligan G. A., A. E. Porsild. (1969). Chromosome numbers of some plants from the unglaciated Yukon plateau, Canada. Canad. J. Bot., 47, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VI 1976.

УДК 576.312.37 : 582.675.3

В. Н. Косенко

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТРЕХ РОДОВ СЕМ. *BERBERIDACEAE* (*LEONTICE, BONGARDIA, GYMNOSPERMIUM*)

V. N. KOSENKO. COMPARATIVE KARYOLOGICAL STUDY OF THREE GENERA OF THE FAMILY *BERBERIDACEAE* (*LEONTICE, BONGARDIA, GYMNOSPERMIUM*)

Рассматривается сравнительно-кариологический анализ трех близких родов сем. *Berberidaceae*. Определены хромосомные числа и описаны кариотипы шести таксонов: *Leontice armeniaca* Boiv. (2n=16), *L. leontopetalum* L. (2n=16), *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. (2n=12, 2n=12+1B), *Gymnospermium smirnowii* (Trautv.) Takht. (2n=16), *G. albertii* (Regel) Takht. (2n=16, 32), *G. odessanum* (DC.) Takht. (2n=16). У *Leontice* L. обнаружены спутничные хромосомы. Виды *Leontice* очень близки по кариотипу. Кариотип *Bongardia* C. A. Mey. характеризуется наличием хромосом с вторичными перетяжками. У *Gymnospermium* Spach выявлены как хромосомы с вторичными перетяжками, так и спутничные.

До настоящего времени у систематиков нет единого мнения о границах и родственных взаимоотношениях между родами *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium*. Для выявления дополнительных признаков, разграничивающих данные роды, и выяснения родственных связей как внутри родов, так и между ними мы решили применить кариологический метод. Несмотря на то что *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium* являются удобными объектами для кариологических исследований (малое число хромосом и сравнительно большие их размеры), кариологически они почти не изучены (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом *Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium* по литературным данным

Вид	2n	n	Место сбора материала	Автор
Leontice armeniaca	14		Арм. ССР	Капинос, Каграманова (1966)
	16		» »	Тахтаджян (1969)
L. leontopetalum		8, 9	Турция	Tören (1962)
	16		Болгария	Тахтаджян (1969)
Bongardia chrysogonum		6, 7, 12	Турция	Tören (1950, 1954)
		6, 7	Азерб. ССР	Каграманова (1964)
Gymnospermium smirnowii	14		Груз. ССР	Капинос, Каграманова (1966)
	16		» »	Тахтаджян (1969)
G. albertii	16		Тадж. ССР	»
G. odessanum	16		Укр. ССР	»

Тёрен (Tören, 1962) описал кариотип *Leontice leontopetalum* и определил основное хромосомное число x=8 при изучении мейоза в материнских клетках пыльцы. В своей работе он использовал материал, собранный из нескольких районов Турции. Обнаруженное у одного растения хромосомное число x=9, по мнению Тёрена, не является типичным для данного вида, и растение с n=9 рассматривается им как «Caryoecotyp».

Этот же автор изучил мейоз у *Bongardia chrysogonum* (Tören, 1950, 1954) по материалу, собранному из трех районов Турции. При этом были выявлены различия в гаплоидном хромосомном числе на уровне популяций n=6, 7 и 12.

Ф. В. Каграманова (1964) у *B. chrysogonum* определила гаплоидные числа хромосом n=6, 7, соответствующие данным Тёрена. Г. Е. Капинос и Ф. В. Каграманова (1966) указали одинаковое число хромосом 2n=16 для *Gymnospermium smirnowii* (Trautv.) Takht., понимая этот таксон как

Leontice smirnowii Trautv. и *Leontice armeniaca* Boiv. Подсчет хромосом производился в клетках нуцеллуса и интегумента. В атласе «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) опубликованы данные А. Л. Тахтаджяна о числах хромосом *L. armeniaca* Boiv. (2n=16), *L. leontopetalum* L. (2n=16), *Gymnospermium smirnowii* (Trautv.) Takht. (2n=16) *G. albertii* (Regel) Takht. (2n=16), *G. odessanum* (DC.) Takht. (2n=16).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данного исследования послужили клубни и семена растений из естественных местообитаний Советского Союза, Болгарии и Греции (табл. 2). Изученным нами образцам соответствует либо гербарий, хранящийся в Ботаническом институте АН СССР (БИН), либо живая коллекция растений в открытом грунте и в оранжерее группы биосистематики БИНа. Пользуемся случаем выразить благодарность всем ботаникам, оказавшим нам помощь в сборе живого материала и гербария.

Подсчет хромосом и изучение кариотипа проводились на метафазных пластинках клеток меристемы корней. Корни были взяты от клубней, у *Bongardia* для фиксации использовались корни, полученные как от клубней, так и при проращивании семян в чашках Петри. Предобработка проводилась 0.25% раствором колхицина в течение 2 час. и 0.008M раствором гидрооксихинолина в течение 1.5 часа при температуре 8—10°. Корни фиксировались по Батталья (5 : 1 : 1 : 1), окрашивались по Фёльгену с применением холодного гидролиза (1N HCl — 5 мин., HCl 1 : 1 — 20 мин.). Затем были приготовлены давленые постоянные препараты. Часть препаратов корней *Leontice armeniaca*, *L. leontopetalum*, *Gymnospermium smirnowii*, были приготовлены Е. В. Благовещенской, за что приношу ей искреннюю благодарность. Для изучения кариотипов было отобрано по 10 метафазных пластинок каждого вида растений, в которых все хромосомы лежали в одной плоскости и могли быть не только подсчитаны, но и сфотографированы. Определялись средние размеры каждой пары хромосом в микронах, вычислялись хромосомный индекс (I), т. е. отношение длины большего плеча ко всей длине хромосомы, и общая длина гаплоидного хромосомного набора. На основании этих данных построены кариограммы. В наборах имеется три типа хромосом: метацентрические (I=0.5—0.6), субметацентрические (I=0.61—0.7) и акроцентрические (I=0.71—0.9).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. *Leontice armeniaca*, 2n=16 (табл. 2; рис. 1, *а*).

Имеется 8 пар хромосом длиной от 13.5 до 6.1 мкм. Из них I и II пары метацентрические, III, IV и VIII — субметацентрические, V, VI и VII — акроцентрические; I, VI и VII пары хромосом — спутничные. Спутники небольшие, точечные, у всех хромосом одного типа. Хромосомы V и VI пар очень близки по размеру, и только наличие спутника у VI пары помогает отличить их друг от друга. Общая длина гаплоидного хромосомного набора 78.6 мкм.

2. *Leontice leontopetalum*, 2n=16 (табл. 2; рис. 1, *б*, *в*).

Имеется 8 пар хромосом длиной от 13.2 до 6.1 мкм. Из них I, II и III пары метацентрические, IV, V и VIII — субметацентрические, VI и VII — акроцентрические; VI и VII пары хромосом — спутничные. Спутники такого же типа, как и у предыдущего вида. Общая длина гаплоидного хромосомного набора 82.6 мкм.

Одно из растений, собранных в Хавском районе Болгарии, оказалось гетероморфным по спутничной хромосоме VII пары (рис. 1, *в*).

При сравнении кариотипов двух видов *Leontice* обнаруживается их сходство по основному числу хромосом и морфологии спутников. Различие по общей длине гаплоидного набора настолько мало, что им можно пренебречь. Гетероморфность по спутничной хромосоме обнаружена только

ТАБЛИЦА 2

Числа хромосом трех родов семейства *Berberidaceae*

Вид	Число изученных растений	2 n	Место сбора материала, коллектор, № образца
Leontice armeniaca Boiv.	14	16	Арм. ССР, гора Боз-Бурун, бот. сад, участок флоры и растительности Армении, 1965, посевной № 44
	3	16	Арм. ССР, гора Илкассар, 26 VI 1970, посевной № 114
L. leontopetalum L.	1	16	Болгария, София, бот. сад, культивируется, 1965, И. В. Чешмеджиев, посевной № 55
	2	16	Болгария, Хавский р-н, село Щит, 1969, И. В. Чешмеджиев, посевной № 107
Bongardia chrysogonum (L.) Boiss.	3	12	Тадж. ССР, Кондара, дорога на Квак, 19 VI 1973, А. И. Захарьева, посевной № 141
	10	12	Тадж. ССР, Кондара, территория биол. станции, среди разнотравья, 13 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 435
	5	12	Тадж. ССР, перевал Курган-Тюбе, в посевах пшеницы, 8 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 436
	1	12+1B	Тадж. ССР, перевал Курган-Тюбе, в посевах пшеницы, 8 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 436
	5	12	Тадж. ССР, Такоб, у комбината, 7 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 437
	8	12	Тадж. ССР, окр. Душанбе, под пологом редколесья, 10 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 438
	5	12	Туркм. ССР, Бадхыз, 14 IV 1965, посевной № 30
	8	12	Азерб. ССР, Баку, бот. сад, культивируется, 24 V 1973, Я. М. Исаев, гербарный № 439
Gymnospermium smirnowii (Trautv.) Takht.	4	16	Груз. ССР, Лагодехи, 1970, посевной № 110
G. albertii (Regel) Takht.	3	16	Тадж. ССР, Такоб, 22 V 1973, А. И. Захарьева и Г. Кинзикаева, посевной № 142
	3	16	Тадж. ССР, ущелье Такоб, близ кишлака Вармоник, 19 V 1974, С. Юнусов и Г. Кинзикаева, гербарный № 9907
	1	32	Тадж. ССР, ущелье Такоб, близ кишлака Вармоник, 19 V 1974, С. Юнусов и Г. Кинзикаева, гербарный № 9907
	10	16	Узб. ССР, Чаткальский заповедник, р. Сукоксай, 12 VII 1974, З. Шлангена, посевной № 170
	15	16	Узб. ССР, Чаткальский заповедник, верховья р. Пистерма, 29 IV 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 441
	10	16	Узб. ССР, Сиджак, по дороге к биол. станции, 26 IV 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 442
G. odessanum (DC.) Takht.	10	16	Укр. ССР, Каушанский р-н, село Хаджимус, под пологом дубового леса, 24 III 1975, Т. С. Гейдеман, гербарный № 440
	2	16	Греция, провинция Ахайя, 22 VI 1973, Д. Фитос, посевной № 163

у одного растения (из трех изученных), и, вероятно, это не закономерность, а следствие нарушения в процессе онтогенеза. К более существенным различиям можно отнести наличие спутника у первой по величине метацентрической пары хромосом *L. armeniaca*.

Полученные нами данные позволяют считать, что у *Leontice* x=8, что не согласуется с результатами исследования Капинос и Каграмановой (1966). В отличие от Тёрена (1962) нам не удалось обнаружить вторичных

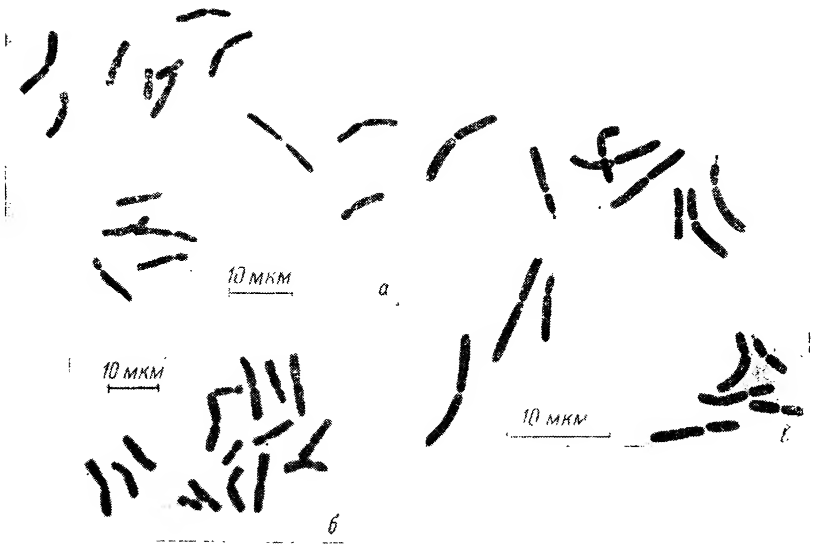


Рис. 1. Метафазные пластинки двух видов рода *Leontice* L.

а — *L. armeniaca* Boiv.; б — *L. leontopetalum* L. (микрофотографии); в — *L. leontopetalum* L., в наборе гетероморфная спутничная хромосома.

перетяжек у I и II пары хромосом *L. leontopetalum*, но выявлены небольшие, точечные спутники у VI и VII пар, данные о которых отсутствуют у этого автора.

3. *Bongardia chrysogonum*, 2n=12 (табл. 2; рис. 2).

Имеется 6 пар хромосом длиной от 16.7 до 11.1 мкм. Из них I пара метацентрическая, а остальные 5 пар акроцентрические. У четырех пар хромосом хорошо выражены вторичные перетяжки. У I пары самых длинных хромосом вторичные перетяжки располагаются на обоих плечах вблизи центромеры. У II, III и VI пар вторичная перетяжка выявлена только на большом плече, также вблизи центромеры. Общая длина гаплоидного хромосомного набора 77.4 мкм.

В популяции из Курган-Тюбе у одного растения (из шести изученных) обнаружена добавочная метацентрическая хромосома (I=0.53), которая резко отличается от всех остальных хромосом набора по величине и степени асимметрии (рис. 2, *б*).

Несмотря на то что для цитологического исследования *Bongardia* в нашем распоряжении был материал из восьми популяций, не удалось

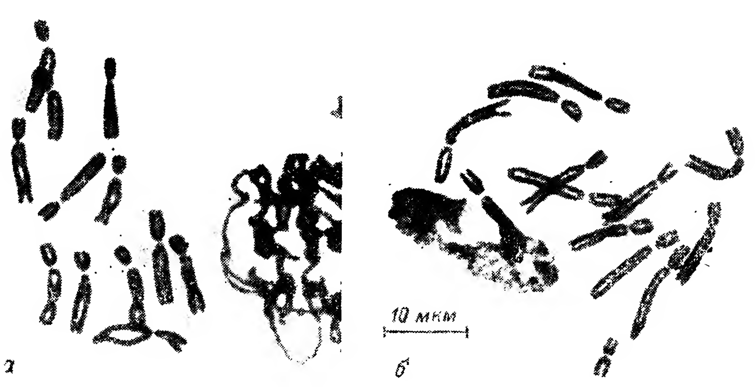


Рис. 2. Метафазные пластинки *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. (микрофотографии)

а — типичный хромосомный набор, б — хромосомный набор с B-хромосомой.

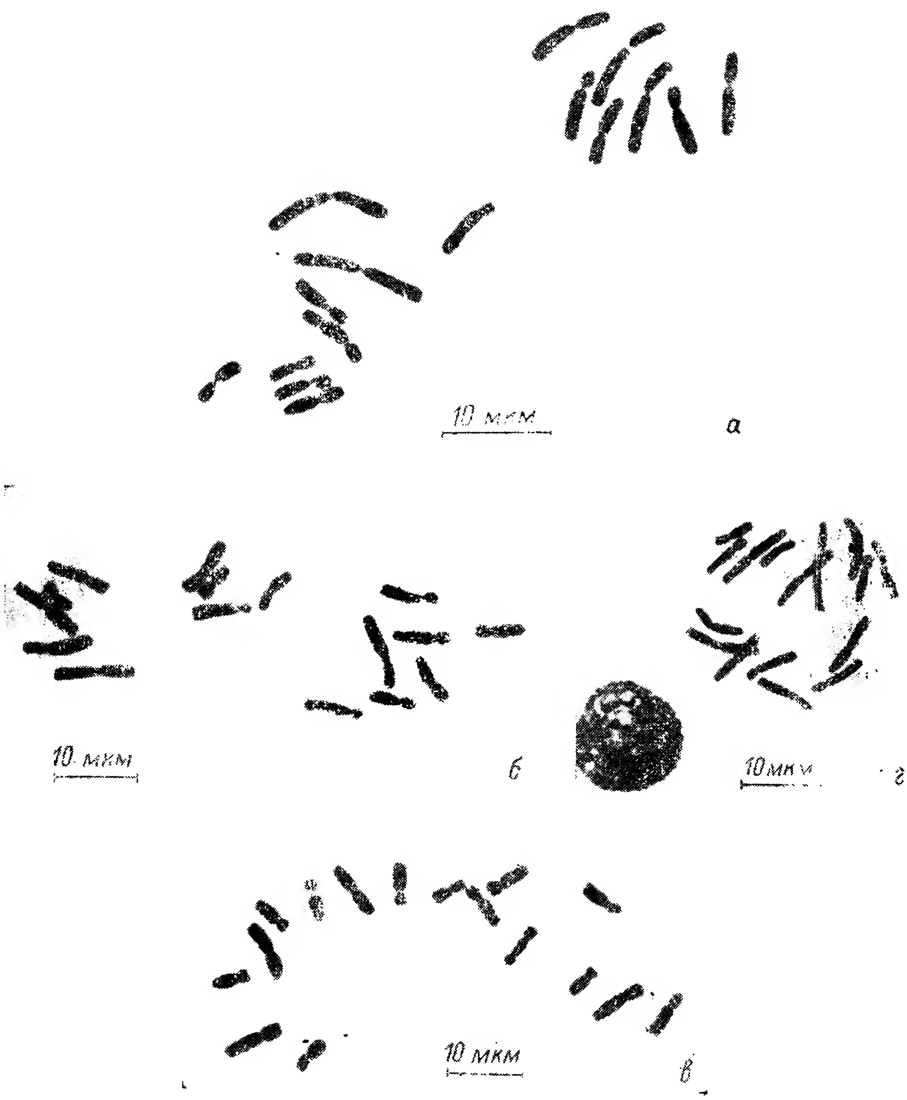


Рис. 3. Хромосомы диплоидного набора трех видов *Gymnospermium* Spach (микрофотографии).

а и *б* — *G. albertii* (Regel) Takht.; *в* — *G. smirnowii* (Trautv.) Takht.; *г* — *G. odessanum* (DC.) Takht.

обнаружить иного числа хромосом, чем 2n=12. Поэтому можно сделать вывод, что основное число x=6, что не согласуется с данными Тёрена (1950, 1954) и Каграмановой (1964).

4. *Gymnospermium smirnowii*, 2n=16 (табл. 2; рис. 3, *в*).

Имеется 8 пар хромосом длиной от 13.5 до 7.0 мкм. I пара метацентрическая, II, III, IV, V, VI и VIII — субметацентрические, VII — акроцентрическая. Спутники не обнаружены. Вторичные перетяжки выявлены у трех пар хромосом, причем у VII пары вторичная перетяжка обнаружена на малом плече, а у VI и VIII пар она располагается на большом плече у дистального конца хромосомы. Общая длина гаплоидного хромосомного набора 81.1 мкм.

5. *Gymnospermium albertii*, 2n=16 (табл. 2; рис. 3, *а*, *б*).

Имеется 8 пар хромосом длиной от 11.4 до 5.3 мкм. I и VIII пары метацентрические, II, III, VI и VII — субметацентрические, IV и V — акроцентрические; IV пара хромосом спутничная. Тип спутника такой же, как у видов *Leontice*. У I и V пар хромосом отчетливо видны вторичные перетяжки на большом плече у дистального конца. Общая длина хромосом гаплоидного набора 64.5 мкм.

В материале, собранном в Такобе, у одного растения обнаружено тетраплоидное число хромосом 2n=32. Этот образец крупнее других растений той же популяции, в частности его клубень в 5 раз превосходит по величине обычные клубни.

6. *Gymnospermium odessanum*, 2n=16 (табл. 2; рис. 3, *г*).

Имеется 8 пар хромосом длиной от 12.0 до 6.1 мкм. I, II, III, IV и V пары метацентрические, VIII пара субметацентрическая, VI и VII пары акроцентрические; хромосомы VI и VII пар спутничные. Тип спутника такой же, как у вышеописанных видов. Общая длина гаплоидного хромосомного набора 70.4 мкм.

Сравнение кариотипов трех видов *Gymnospermium* позволяет заключить, что все они имеют основное число хромосом x=8. У трех пар *G. smirnowii* обнаружены вторичные перетяжки, у *G. albertii*, кроме хромосом с вторичными перетяжками имеются также спутничные, у двух пар хромосом *G. odessanum* найдены спутники, но вторичные перетяжки не наблюдались. Кариотип *G. odessanum* является более симметричным, чем у других видов *Gymnospermium*.По общей длине гаплоидного хромосомного набора виды *Gymnospermium* почти не различаются. Таким образом, результаты нашего исследования *G. smirnowii* расходятся с данными Капинос и Каграмановой (1966).

На основании проведенного нами сравнительно-кариологического изучения трех родов семейства *Berberidaceae* установлено, что они отличаются друг от друга по следующим признакам: 1) по основному числу хромосом (*Bongardia* — x=6, *Leontice* и *Gymnospermium* — x=8); 2) по кариотипу (в хромосомном наборе *Bongardia* обнаружены четыре пары хромосом с вторичными перетяжками, у *Leontice* — спутничные хромосомы, у *Gymnospermium* — и то и другое.)

По общей длине хромосом гаплоидного набора роды *Leontice*, *Bongardia* и *Gymnospermium* различаются очень незначительно, несмотря на то что у *Bongardia* на две хромосомы меньше. Кариотип *Bongardia* является более асимметричным. Самый симметричный кариотип у *Gymnospermium*, в его хромосомном наборе больше метацентрических хромосом.

В заключение приношу благодарность научному руководителю темы А. Л. Тахтаджяну за консультации и ценные указания.

ЛИТЕРАТУРА

Каграманова Ф. В. (1964). Морфолого-биологическое исследование *Berberidaceae*. 1. *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. Изв. АН АзербССР, сер. биол. и мед., 1. — Капинос Г. Е., Ф. В. Каграманова. (1966). К биологии цветения и цитоэмбриологии *Leontice* L. Изв. АН АзербССР, сер. биол. наук, 1. — Tören J. (1950). Les caractères morphologiques, anatomiques et cytologiques de *Bongardia chrysogonum*. Boiss. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 5, 3. — Tören J. (1954). Recherches sur des écotypes de *Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 9, 2. — Tören J. (1962). Recherches sur les *Berberidaceae* de la Turquie. II. Caractères cytologiques du *Leontice leontopetalum* L. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, 27, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 IV 1976.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.542

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

О НАИМЕНЬШЕМ ЧИСЛЕ ХРОМОСОМ (2N=4) У *COLPODIUM VERSICOLOR* (STEV.) WORONOW (*POACEAE*)

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. ON THE LEAST CHROMOSOME NUMBER (2n=4) OF *COLPODIUM VERSICOLOR* (STEV.) WORONOW (*POACEAE*)

Установлено, что у многолетнего злака из альпийского пояса гор Кавказа *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (триба *Poeae*) хромосомное число (2n) равно 4, основное число (x) хромосом — 2. *C. versicolor* представляет собой третий случай наименьшего числа хромосом среди покрытосеменных растений и второй — среди злаков после *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn., эфемера из трибы *Aveneae*. В роде *Colpodium* s. str. известны также два тетраплоидных (с 2n=8) вида — *C. chionogeton* (Pilger) Tzvel. и *C. hedbergii* (Meld.) Tzvel., обитающие в горах тропической Восточной Африки. Кариологическими данными подтверждаются близкие филогенетические связи родов *Colpodium* и *Zingeria*, а также обоснованность разделения рода *Colpodium* в его прежнем объеме на четыре самостоятельных рода с различными основными числами хромосом x=2 (*Colpodium*), x=5, 7, 9 (*Catabrosella*) и x=7 (*Paracolpodium*, *Hyalopoa*).

До недавнего времени в род *Colpodium* Trin. включались группы видов, не связанные между собой близким родством и объединявшиеся лишь на основании сходства чешуй колосков (широкоперепончатых по краю) и полного отсутствия шипиковидных трихом.

В результате критического изучения *Colpodium* был разделен на 4 рода: *Colpodium* s. str., *Paracolpodium*, *Catabrosella* и *Hyalopoa* (Цвелев, 1964, 1966; Цвелев, Болховских, 1965). При этом было установлено, что *Colpodium* s. str. довольно близок к *Zingeria* P. Smirn. из трибы *Aveneae* Dum., а остальные роды имеют более или менее ясное родство с *Poa* L., *Arctophila* (Rupr.) Anderss., *Puccinellia* Parl., *Catabrosa* Beauv., *Phippsia* R. Br. и *Arctagrostis* Griseb.

При изучении анатомо-морфологических особенностей различных представителей подтрибы *Poinae* Stapf мы смогли убедиться в том, что *Hyalopoa* имеет довольно близкие связи также с *Dupontia* R. Br. и *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Пробатова, 1974).

Большинство видов четырех небольших родов подтрибы *Poinae* — *Colpodium*, *Catabrosella*, *Paracolpodium* и *Hyalopoa* — в СССР встречается главным образом в высокогорьях Кавказа, Средней Азии и Сибири; меньшая их часть произрастает в низкогорных и равнинных полупустынных областях.

Сведения о хромосомных числах злаков группы *Colpodium* немногочисленны. Нами (Соколовская, Пробатова, 1975) были исследованы хромосомы у видов *Paracolpodium* (Tzvel.) Tzvel. и установлены следующие числа: 2n = 28 у кавказского вида *P. colchicum* (Alb.) Tzvel. и 2n = 42 у алтайского вида *P. altaicum* (Trin.) Tzvel. Основное число хромосом (x) в роде *Paracolpodium* оказалось равным 7, как и у большинства родов трибы *Poeae* R. Br.

Для *Hyalopoa* (Tzvel.) Tzvel. также установлено x = 7: по данным Б. А. Юрцева и П. Г. Жуковой (1972), у североякутского вида *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. 2n = 42 + 3B. Другие виды этого рода — западнокавказский *H. pontica* (Bal.) Tzvel. и гималайский *H. nutans* (Griseb.) Tzvel. — в кариологическом отношении не исследовались. Приведенное А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948) для *Colpodium ponticum* 2n = 28 следует относить к *Paracolpodium colchicum*, судя по гербарному образцу исследованного растения (Соколовская, Пробатова, 1975).

Относительно рода *Catabrosella* (Tzvel.) Tzvel. в литературе имеются противоречивые сведения. У двух подвидов *C. variegata* (Boiss.) Tzvel. с Кавказа — ssp. *variegata* и ssp. *leiantha* (Hack.) Tzvel. — было определено 2n = 10, $x = 5$ (Соколовская, Пробатова, 1975). Для *C. humilis* ssp. *parviflora* (Boiss. et Buhse) Tzvel. (*C. parviflora* (Boiss. et Buhse) Tzvel. из Туркмении указано 2n = 12, x = 6 (Чопанов, Юрцев, 1973). Для высокогорного каказского вида *C. araratica* (Lipsky) Tzvel. (*Colpodium araraticum* (Lipsky) Woronow), собранного на горе Арагац в Армении, А. И. Погосян и др. (1972) установили 2n = 42 (*x* = 7).[1] У *Catabrosella fibrosa* (Trautv.) Tzvel. (*Colpodium fibrosum* Trautv.) с горы Арагац, по данным В. Е. Восканяна (1974), 2n = 18 (x = 9).

Для *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow до настоящего времени имелось единственное определение 2n = 14 (x = 7) (Тумаджанов, Беридзе, 1968). Для двух других представителей рода *Colpodium* s. str. — африканских высокогорных видов *C. hedbergii* (Meld.) Tzvel. (*Keniochloa hedbergii* Meld.) и *C. chionogeton* (Pilger) Tzvel. (*Agrostis chionogeton* Pilger)— было известно 2n = 8 (x = 4) (Hedberg, 1952; Melderis, 1956).

В июле—августе 1975 г. Н. С. Пробатова собрала на Кавказе материал для определения хромосомных чисел у некоторых видов из родов *Colpodium*, *Catabrosella*, *Paracolpodium*, *Zingeria* и *Catabrosa*. Корни были зафиксированы смесью Навашина в полевых условиях (*Colpodium versicolor*, *Paracolpodium colchicum*, *Catabrosella variegata*, *Catabrosa aquatica*) и в теплице Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (г. Владивосток), где были выращены из семян растения остальных видов, а также повторно *Colpodium versicolor*. Собранные в природе экземпляры *Catabrosella humilis*, *Colpodium versicolor* и *Zingeria trichopoda* имели зрелые зерновки, которые показали высокую всхожесть при проращивании на фильтровальной бумаге в чашках Петри. Для *Colpodium humilis* также весьма успешным оказалось проращивание луковичек в тех же условиях после непродолжительного воздействия холодом.

Подсчет публикуемых ниже чисел хромосом выполнила А. П. Соколовская. Постоянные препараты, окрашенные железным гематоксилином по Гейденгайну, хранятся на кафедре ботаники Ленинградского университета. Гербарные образцы исследованных растений находятся во Владивостоке (гербарий Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР).

Colpodium versicolor (Stev.) Woronow

2n = 4. Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская автоном. обл., окр. сел. Лысогор, горный массив Турш-су, выс. 2100 м над ур. м., каменистый склон, 21 VIII 1975, № 4136, Н. Пробатова.

(2n = 14 — Тумаджанов, Беридзе, 1968).

Catabrosella humilis (Bieb.) Tzvel. s. l.

* ssp. *humilis*[2]

2n = 10. Дагестанская АССР, 15 км к зап. от г. Махачкала, солянковая полупустыня, 16 VII 1975, № 4184, Н. Пробатова.

* ssp. *calvertii* (Boiss.) Tzvel.

2n = 10. Армянская ССР: 1) Ехегнадзорский р-н, Варденисский хр., выс. 2360 м, каменистая степь, 26 VIII 1975, № 4181, Н. Пробатова; 2) граница Ехегнадзорского и Мартунинского р-ов, горный склон, выс. 2350 м, каменистая степь, 26 VIII 1975, № 4180, Н. Пробатова; 3) окр. пос. Мартуни, горный склон, выс. 2200 м, каменистая степь, 26 VIII 1975, № 4182, Н. Пробатова.

2n = 10 + 2—3 B. Армянская ССР, Красносельский р-н, окр. сел. Семеновка, горный склон, выс. 2160 м, 27 VIII 1975, № 4183, Н. Пробатова.

Catabrosella variegata (Boiss.) Tzvel. s. l.

ssp. *variegata*

2n = 10. Ставропольский край, Карачаево-Черкесская автоном. обл., каменистый склон у Клухорского озера, выс. 2700 м, 7 IX 1974, № 3931, Н. Шеметова, М. Щербова.

(2n = 10 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Paracolpodium colchicum (Alb.) Tzvel.

2n = 28. Кабардино-Балкарская АССР, Приэльбрусье, Баксанское ущелье, окр. пос. Чегет, склон горы Чегет, выс. 3050 м, на месте поздно стаявшего снега, 1 VIII 1975, № 4081, Н. Пробатова.

---

[1] Мы видели исследованный образец в гербарии Института ботаники АН Армянской ССР (ERE).

[2] Звездочкой отмечены таксоны, для которых числа хромосом определены впервые.

(2n = 28 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Catabrosa aquatica (L.) Beauv.

ssp. *aquatica*

2n = 20. Кабардино-Балкарская АССР, окр. сел. Гунделен, берег ручья, 2 VIII 1975, № 4085, Н. Пробатова; Армянская ССР: 1) Сисианский р-н, близ сел. Ангехакот, берег р. Воротан, илистая старица, 22 VIII 1975, № 4140, Н. Пробатова; 2) окр. г. Кировакана, склон горы Маймех, выс. 2700 м, по ручью, 28 VIII 1975, № 4147, Н. Пробатова.

(2n = 20, 42 = ХЧЦР, 1969;[3] 2n = 20 — Соколовская, Пробатова, 1975).

Zingeria trichopoda (Boiss.) P. Smirn.

2n = 8. Армянская ССР: 1) Сисианский р-н, 6 км от сел. Ангехакот, выс. 2110 м, на плато по дну эрозионной выемки, 22 VIII 1975, № 4171, Н. Пробатова; 2) Мартунинский р-н, окр. сел. Яных, горный склон, выс. 2300 м, в эрозионной выемке, 26 VIII 1975, № 4173, Н. Пробатова.

(2n = 8 — Цвелев, Болховских, 1965).

В результате проведенного исследования установлено, что *Colpodium versicolor* имеет число хромосом 2n = 4 и, следовательно, основным числом (x) в роде *Colpodium* s. str. является 2, а не 4 или 7, как это до сих пор считалось.

C. versicolor — представитель небольшого рода многолетних высокогорных злаков с одноцветковыми колосками. Этот вид обитает на каменистых склонах, лужайках, скалах и осыпях в альпийском и субальпийском поясах на Кавказе (кроме Талыша) и в северо-восточной части Турции, в районе горы Арарат (Цвелев, 1964). *Colpodium* объединяют с родом *Keniochloa* Meld. (описан с гор тропической Восточной Африки) на основании морфологического сходства: одноцветковые колоски, отсутствие шиповидных трихом на всех частях растений (Цвелев, Болховских, 1965). Нами установлено, что в роде *Colpodium* имеется полиплоидный ряд: *C. versicolor* (2n = 4), *C. hedbergii* и *C. chionogeton* (2n = 8). У иранского вида *C. violaceum* (Boiss.) Griseb. число хромосом пока не установлено.

Хромосомное число 2n = 4 является наименьшим у покрытосеменных растений. До недавнего времени оно было известно лишь у американского вида из сем. *Asteraceae* — *Haplopappus gracilis* (Nutt.) A. Gray (ХЧЦР, 1969). У злаков 2n = 4 было впервые установлено Н. Н. Цвелевым и П. Г. Жуковой (1974) для однолетника-эфемера *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn., распространенного в низовьях Волги. В роде *Zingeria* этими авторами был выявлен трехчленный полиплоидный ряд: *Z. biebersteiniana* (2n = 4), *Z. trichopoda* (2n = 8), *Z. kochii* (Mez) Tzvel. (2n = 12).

C. versicolor — первое многолетнее растение с наименьшим числом хромосом (2n = 4).

Полученные данные убедительно подтверждают предположение о близких филогенетических связях родов *Colpodium* и *Zingeria*.

Виды злаков с 2n = 8 также немногочисленны; почти все они — древнесредиземноморские эфемеры. Эти виды принадлежат к 6 родам, которые относятся к двум близким трибам *Aveneae* и *Poeae* (Цвелев, Жукова, 1974). Нами подтверждено предположение Цвелева о том, что в родах, имеющих 8-хромосомные виды, вполне вероятно нахождение и 4-хромосомных.

Род *Catabrosella* представляет большой интерес в кариологическом отношении, так как почти все исследованные виды его различаются даже по основному числу хромосом (x), как это видно из приведенных выше литературных данных и результатов нашего исследования. Для четырех видов *Catabrosella* известны 4 основных числа: x = 5, 6, 7 и 9 (2n = 10, 12, 18, 42). Кариологические особенности рода *Catabrosella* заслуживают специального изучения. Для трибы *Aveneae* известны случаи различных основных чисел хромосом у видов одного рода (*Milium* L., *Holcus* L., *Periballia* Trin. и др. — ХЧЦР, 1969). В трибе *Poeae* основное число хромосом 7 является общим для всех видов таких крупных и полиморфных родов, как *Poa*, *Puccinellia*, *Festuca* и др.

---

[3] Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) даны в сокращении (ХЧЦР, 1969).

Виды *Catabrosella* имеют многоцветковые колоски и более близки к *Poa*, чем к *Colpodium* s. str. В особенности это относится к *C. araratica*, единственному виду *Catabrosella* с ползучими подземными побегами и x = 7, что наблюдается также в родах *Hyalopoa* и *Paracolpodium*.

C. araratica занимает обособленное положение в роде *Catabrosella*. Ранее этот вид выделялся в монотипный подрод *Nevskia* Tzvel. рода *Colpodium* s. l. (Цвелев, 1964); по-видимому, он заслуживает выделения в особую секцию рода *Catabrosella*. Это — один из наиболее примитивных видов рода, так как у него сохранилось первичное для злаков (Цвелев, 1969) и преобладающее в трибе *Poeae* основное число x = 7. В строении колосков у *C. araratica* наблюдается сходство также с небольшим арктическим родом *Dupontia*, у которого также x = 7. Не исключено, что *C. araratica* имеет гибридное происхождение.

Род *Catabrosella* через *C. variegata* (x = 5) сближается также с небольшим гидрофильным родом *Catabrosa*, для которого установлены хромосомные числа, кратные 5 (Соколовская, Пробатова, 1975). x = 5 представляет исключение для трибы *Poeae*. *Catabrosella* и *Catabrosa* сходны по строению колосков. Нередко у видов этих родов в пределах одной и той же метелки встречаются как двухцветковые, так и одноцветковые колоски.

Эфемероид *Catabrosella humilis* s. l. в отличие от других видов рода обитает не на высокогорных лугах, а в низкогорных сухих степях и в полупустынных сообществах на равнинах. У исследованных нами подвидов *C. humilis* s. l., как и у подвидов *C. variegata* s. l., обнаружено 2n = 10 (x = 5). При этом у образца *C. humilis* ssp. *calvertii* № 4183 нами отмечены B хромосомы. Их наличие, возможно, явилось причиной указания для *C. humilis* ssp. *parviflora* числа 2n = 12 (Чопанов, Юрцев, 1973).

Переднеазиатский высокогорный вид *C. variegata* s. l. очень варьирует по степени опушенности киля и прикраевых жилок нижних цветковых чешуй (Цвелев, 1967). Экземпляры с совершенно голыми цветковыми чешуями, исследованные нами ранее (Соколовская, Пробатова, 1975), рассматривались обычно как самостоятельный вид или как подвид — ssp. *leiantha* (Hack.) Tzvel. Наши образцы *C. variegata* s. l. №№ 252 и 277 в какой-то степени являлись смешанными, так как в каждом из них была небольшая примесь растений другого подвида. Очевидно, это означает, что особи с голыми чешуями не образуют чистых популяций, а встречаются среди растений с нормально волосистыми цветковыми чешуями и представляют лишь разновидность или форму последних.

Столь же сильно варьирует характер опушения нижних цветковых чешуй у изученных нами образцов *C. humilis* ssp. *calvertii* из Армении. В особенности это относится к образцу № 4180, у которого нижние цветковые чешуи большей частью опушены не только по трем главным жилкам, но также вдоль промежуточных жилок (что характерно для типового подвида ssp. *humilis*). У некоторой части растений этого образца (№ 4180) нижние цветковые чешуи, напротив, совершенно голые, как у среднеазиатского подвида ssp. *parviflora* (Цвелев, 1967). Очевидно, этот признак у *C. humilis*, как и у *C. variegata*, имеет ограниченное систематическое значение.

У *Catabrosella fibrosa* было бы более вероятно ожидать не 2n = 18, а 20 при $x = 5$. Существует предположение (Цвелев, 1964) о гибридном происхождении *C. fibrosa*: *C. variegata* × *C. araratica*. Можно было бы также допустить происхождение *C. fibrosa* (x = 9) от *C. araratica* (x = 7) или *C. variegata* (x = 5) с участием рода *Colpodium* (x = 2).

Виды высокогорного рода *Paracolpodium* имеют, по нашим данным, довольно большие хромосомные числа 2n = 28 и 42; диплоиды в этом роде неизвестны, что дает основание думать об его гибридной природе. Остается неисследованным еще один представитель рода — памирский *P. leucolepis* (Nevski) Tzvel., наиболее ксерофильный по сравнению с двумя другими видами *Paracolpodium*. Мы предполагаем, что у *P. leucolepis* также будет установлено полиплоидное число хромосом.

Итак, результаты кариологического исследования подтверждают гетерогенность рода *Colpodium* в его прежнем широком понимании. Эти данные также свидетельствуют в пользу обособленности *Colpodium* s. str. в трибе *Poeae* и близости к *Zingeria* из трибы *Aveneae*. Можно считать установленным, что в трибе *Poeae*, как и в трибе *Aveneae*, уже на ранних этапах эволюции имела место редукция основного числа хромосом: от x = 7 к x = 5 и 2.

Colpodium versicolor, как и *Zingeria biebersteiniana*, является удобным объектом для генетических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Восканян В. Е. (1974). Экология и числа хромосом некоторых видов высокогорных растений горы Арагац. Биол. ж. Армении, 27, 6. — Погосян А. И., С. Г. Наринян, В. Е. Восканян. (1972). К карпогеографическому изучению некоторых эдификаторов сообществ верхней части альпийского пояса массива Арагац. Биол. ж. Армении, 25, 9. — Пробатова Н. С. (1974). О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Prob. (*Poaceae*). Нов. сист. высш. раст., 11. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1968). К кариогеографическому изучению представителей верхнеальпийской адниальной флоры Большого Кавказа. Бот. ж., 53, 1. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1964). О роде *Colpodium* Trin. Нов. сист. высш. раст. — Цвелев Н. Н. (1966). Заметки о злаках флоры СССР, 4. Нов. сист. высш. раст. — Цвелев Н. Н. (1967). *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. и *C. humilis* (Bieb.) Tzvel. s. l. Список раст. Герб. флоры СССР, 17. — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 54, 3. — Цвелев Н. Н., З. В. Болховских. (1965). О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков *Gramineae* (кариосистематическое исследование). Бот. ж., 50, 9. — Цвелев Н. Н., П. Г. Жукова. (1974). О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae*. Бот. ж., 59, 2. — Чопанов В., В. Н. Юрцев. (1973). Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. Бот. ж., 58, 2. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57. 1. — Hedberg O. (1952). Cytological studies in East African mountain grasses. Hereditas, 38. — Melderis A. (1956). New taxa of afroalpine grasses. Svensk Bot. Tidskr., 50, 4.

Ленинградский государственный университет
и
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 12 V 1976.

УДК 581.9 (517.3)

О. В. Журба

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ФЛОРЫ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ[1]

O. V. ZHURBA. CONTRIBUTION TO THE LIST OF FLORA OF MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Основой для этой статьи послужил гербарий 270 видов растений, собранных нами летом 1975 г. в сомоне Халхин-Гол Восточного аймака МНР. Обследованная территория находится в среднем течении р. Нумургин-Гол, впадающей в р. Халхин-Гол. Поселок Нумургин-Гол, в котором базировалась экспедиция, расположен в 75 км на юго-восток от госхоза

---

[1] Из работ Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР.

Хамар-Даба и в 150 км от сомонного центра Халхин-Гол. Местность относится к Прихинганскому ботанико-географическому району, представляющему собой крайние юго-западные отроги хребта Большой Хинган (Грубов, 1955). Его флора сочетает южносибирские, маньчжурские и японо-китайские элементы. Горно-степной ландшафт района представлен низкогорьем с высотами до 1500 м над ур. м. Речные террасы и сопки изрезаны падями, поросшими по северным склонам березово-осиновыми (*Betula mandshurica* (Regel) Nakai, *Populus tremula* L.), а с юга ильмовыми (*Ulmus propinqua* Koidz., *U. pumila* L.) рощами. Поймы рек и долины ручьев заболочены. Прирусловая зона занята ивняками с примесью боярышника *Crataegus dahurica* Koehne, черемухи *Padus asiatica* Kom. и яблони *Malus pallasiana* Juz.

В этом районе нам удалось найти ряд новых для флоры МНР растений, в том числе два новых рода. Наряду с флористическими новинками были подтверждены местонахождения редких видов, ранее указанных для бассейна Нумургин-Гола: *Convallaria keiskei* Miq., *Lilium buschianum* Lodd., *Filipendula angustiloba* (Turcz.) Maxim., *Angelica czernaevia* (Fisch. et Mey.) Kitag. (Грубов, 1971).

Следующие виды, лишь в самое последнее время найденные на Хэнтэе, оказались новыми для Прихинганского ботанико-географического района: *Perularia fuscescens* (L.) Lindl., *Viola brachysepala* Maxim., *V. variegata* Fisch. et Link, *Sambucus mandshurica* Kitag.

Некоторые из найденных нами растений были указаны во «Флоре СССР», но не включены В. И. Грубовым в «Конспект флоры Монгольской Народной Республики» (1955) из-за отсутствия гербарных сборов. К их числу относятся *Stellaria radians* L., приводимая Б. К. Шишкиным (1936) для северо-восточной Монголии (возможно, вне современных границ МНР), и *Clematis brevicaudata* DC., ошибочно отмеченный И. М. Крашенинниковым (1937) в западной Монголии. Эти и другие, не известные ранее для флоры МНР, виды приводятся ниже по системе А. Энглера.

1. *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, 1848, Man. Bot. North. U. S. : 631. — syn. *D. austriaca* Woynar ex Schinz et Thell. (Флора Европейской части СССР, 1974). — Щитовник широколистный. В 2 км к северу от пос. Нумургин-Гол у реки на склоне оврага, поросшего березово-осиновым лесом, 26 VI 1975. — Мезофит циркумбореальной зоны северного полушария.

2. *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., 1851, Phytologist, 4, 1 : 371. — syn. *Dryopteris robertiana* (Hoffm.) C. Chr. (Флора Европейской части СССР, 1974). — Голокучник Роберта. В 40 км на юго-восток от пос. Нумургин-Гол, близ места впадения левого притока Баин-Гола. На сев.-зап. склоне в березовом лесу среди камней, 25 VI 1975. Определил В. Н. Ворошилов. — Мезофит циркумбореальной зоны.

3. *Asparagus oligoclonos* Maxim., 1859, Mem. Pres. Acad. Sci. Petersb. Div. Sav. 9 : 286 (Prim. Fl. Amur.). — Спаржа маловетвистая (Черепанов, 1973). В 5 км к востоку от пос. Нумургин-Гол, на юго-вост. склоне горы Хавирга-Ула, среди кустов кизильника *Cotoneaster melanocarpa* Lodd., 24 VI 1975. — Японо-китайский лесолуговой вид.

4. *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim., 1859, Mem. Pres. Acad. Sci. Petersb. Div. Sav. 9 : 275 (Prim. Fl. Amur.). — Купена низкая (Черепанов, 1973). В 1 км к западу от пос. Нумургин-Гол в высокотравье на опушке черемухового леска, 23 VI 1975. Также на опушке березняка на сев.-зап. склоне горы Хавирга-Ула, 24 VI 1975. — Японо-китайский лесной вид.

5. *Maianthemum dilatatum* (Howell) Nels. et Macbr., 1916, Bot. Gaz., 61 : 30. — Майник широколистный (Ворошилов, 1966). В ивняках р. Нумургин-Гол рядом с одноименным поселком, 23 VI 1975. Также в 2 км к северу от этого поселка в ильмовом леске на скалистом берегу реки, 27 VI 1975. — Дальневосточно-североамериканский лесной мезофит.

6. *Paris hexaphylla* Cham., 1831, Linnaea, 6 : 748. — Вороний глаз шестилистный (Ворошилов, 1966). Близ слияния рек Нумургин-Гол

и Баин-Гол, на сев.-зап. склоне горы в березовом леске, 25 VI 1975. — Маньчжурский лесной мезофит.

7. *Stellaria radians* L., 1753, Sp. pl. : 422. — Звездчатка лучистая (Ворошилов, 1966). В 1 км к западу от пос. Нумургин-Гол, на опушке черемухового леска совместно с *Chelidonium majus* L. и *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk., 23 VI 1975. — Маньчжурский лугово-лесной элемент.

8. *Clematis brevicaudata* DC., 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 138. — Ломонос коротkостолбиковый (Черепанов, 1973). В 2 км к северу от пос. Нумургин-Гол в вязовом леске близ верхней части оврага. Лианы оплетают деревья до 10 м выс., 26 VI 1975. — Японо-китайский лесной мезофит.

9. *Thalictrum baicalense* Turcz. ex Ledeb., 1841, Fl. Ross. 1 : 7. — Василистник байкальский (Черепанов, 1973). В 2 км от пос. Нумургин-Гол вниз по течению реки, на опушке ильмовой рощицы у выхода из небольшого оврага, 27 VI 1975. Определила М. Е. Пименова. — Маньчжурский лугово-лесной вид.

10. *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz, 1903, Bot. Jahrb. 32 : 403. — Сердечник белоцветковый (Черепанов, 1973). Собран вместе с предыдущим видом в ильмовом леске у ручья, 27 VI 1975. — Восточноазиатский влаголюбивый лесной вид.

11. *Cardamine trifida* (Poir.) B. M. G. Jones, 1964, Feddes Repert. 69, 1 : 57. — syn. *Dentaria tenuifolia* Ledeb. — Сердечник трехнадрезный (Черепанов, 1973). Близ места впадения р. Баин-Гол в р. Нумургин-Гол, в березняке на сырых камнях, 25 VI 1975. — Евразиатский лесной влаголюбивый вид. До сих пор считался эндемом СССР.

12. *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd., 1932, Journ. Arn. Arb., 13 : 388. — Секуринега полукустарниковая (Ворошилов, 1966). В нижней части юго-вост. склона горы Хавирга-Ула среди группы вязов на склоне оврага найден женский экземпляр растения, 24 VI 1975. В 2 км к северу от пос. Нумургин-Гол на остепненном вост. склоне был обнаружен также мужской экземпляр вида, 26 VI 1975. — Японо-китайский лесной вид. Новый род для флоры Монголии.

13. *Viola acuminata* Ledeb., 1842, Fl. Ross. 1 : 252. — Фиалка заостренная (Ворошилов, 1966). В 1 км к западу от пос. Нумургин-Гол в высокотравье на опушке черемухового леска, 23 VI 1975. — Евразиатский лесной вид.

14. *Viola collina* Bess., 1816, Cat. Hort. Crem.: 151. — Фиалка холмовая (Ворошилов, 1966). На сев.-зап. склоне горы Хавирга-Ула в березняке, 24 VI 1975. — Евразиатский лугово-лесной вид.

15. *Pycnostelma paniculata* (Bunge) Schum., 1895, Engl.-Prantl, Pflanzenfam., 4, 2 : 243. — Пикностельма метельчатая (Ворошилов, 1966). На южном склоне горы Хавирга-Ула совместно с *Lilium pumilum* Delile, *Paeonia lactiflora* Pall. и *Dictamnus dasycarpus* Turcz., 24 VI 1975. — Японо-китайский степной вид. Новый род для флоры МНР.

16. *Orobanche pycnostachya* Hance, 1873, Journ. Linn. Soc., 13 : 84. — Заразиха толстоколосая (Ворошилов, 1966). В 2 км к северу от пос. Нумургин-Гол на песчаной площадке в устье оврага, совместно с различными видами полыней, 27 VI 1975. — Японо-китайский лугово-степной вид, паразитирующий на полыни.

17. *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd., 1862, Gartenfl., 11 : 407. — Калина бурятская (Ворошилов, 1966). Собрана вместе с предыдущим видом в кустарниковом ярусе ильмового леска близ устья оврага, 27 VI 1975. — Восточноазиатский лесной вид.

18. *Lonicera chrysantha* Turcz., 1844, Fl. Ross., 2, 1 : 388. — Жимолость золотистая (Ворошилов, 1966). В 1.5 км к северу от пос. Нумургин-Гол в овраге под пологом вязов, 26 VI 1975. — Восточноазиатский лесной вид.

19. *Artemisia silvatica* Maxim., 1859, Mem. Pres. Acad. Sci. Petersb. Div. Sav., 9 : 161 (Prim. Fl. Amur.). — Полынь лесная (Черепанов, 1973).

Растение собрано совместно с предыдущим видом в фазе вегетации (до начала бутонизации), 26 VI 1975. — Восточноазиатский лесолуговой вид.

Таким образом, флора МНР пополняется 19 новыми видами (в том числе двумя новыми родами) растений, распространенных в бассейне Амура (Ворошилов, 1966). Это свидетельствует о тесной связи флоры бассейна Нумургин-Гола с Маньчжурской флористической областью и о еще недостаточной изученности флоры этого района.

Впервые приводимые нами новые местонахождения видов существенно уточняют границы их ареалов в южном и западном направлениях.

Образцы новинок флоры МНР хранятся в гербариях: Ботанического института АН СССР (Ленинград), Главного ботанического сада АН СССР (Москва), Всесоюзного института лекарственных растений (Москва). Дублеты переданы в гербарий Ботанического института АН МНР (г. Улан-Батор).

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. — Грубов В. И. (1971). Новое дополнение к списку флоры МНР. Бот. ж., 56, 11. — Крашенинников И. М. (1937). Ломонос — *Clematis*. — Флора СССР. VII. — Флора Европейской части СССР (1974). I. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к Флоре СССР. — Шишкин Б. К. (1936). Гвоздичные — *Caryophyllaceae*. Флора СССР, VI.

Всесоюзный институт
лекарственных растений,
г. Москва.

Получено 14 VII 1976.

УДК 674.031.192 (479)

И. С. Сафаров

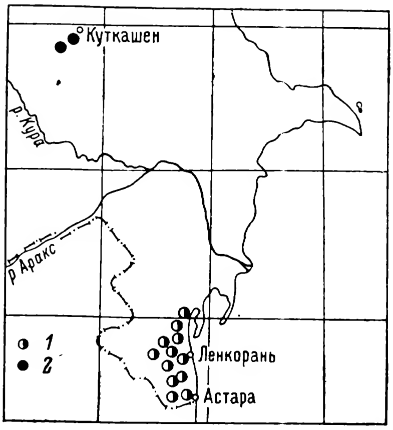
НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ЖЕЛЕЗНОГО ДЕРЕВА *PARROTIA PERSICA* (DC.) C. A. MEY. (СЕМ. *HAMAMELIDACEAE* LINDL.) НА БОЛЬШОМ КАВКАЗЕ

I. S. SAFAROV. THE NEW HABITAT OF THE IRONWOOD *PARROTIA PERSICA* (DC.) C. A. MEY. (FAMILY *HAMAMELIDACEAE* LINDL.) ON THE GREAT CAUCASUS

В последнее время в лесах Азербайджана мы обнаружили (Сафаров, 1964, 1966, 1968) ряд новых местонахождений третичных реликтов, дополняющих наши познания по истории и географии древней флоры. Например, в 1964 г. в Нагорном Карабахе было выявлено новое местонахождение каштана *Castanea sativa* Mill., в 1966 г. в предгорьях Большого Кавказа — платана *Platanus digitifolia* Palib., который впоследствии нами (Сафаров, 1967) был отнесен к *P. orientalis* L., в 1968 г. в Талыше — новое местонахождение тисса *Taxus baccata* L. При этом платан и каштан съедобный для этих районов были описаны впервые.

Исключительный интерес представляет описанный нами в октябре 1975 г. фитоценоз с участием железного дерева *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. в восточной части Алазанской долины.

Со времени описания железного дерева как вида (1830—1831 гг.) прошло 145 лет. До сих пор его ареалом считалось только юго-западное побережье Каспийского моря (Гирканская провинция), большая часть которого находится в Иране и меньшая — в СССР, в Талыше. Железное дерево распространено в Гирканской провинции, начиная от Приморской низменности, расположенной на 22—26 м ниже ур. м., до 500—600 м над ур. м. На юге своего ареала, в Иране, отдельные деревья этого вида растут в ущельях на высоте 800—1000 м. В Талыше, в районе, примыкающем к Муганской степи, железное дерево выше 300—400 м над ур. м. не



Распространение *Parrotia persica* C. A. Mey. на Большом Кавказе.

1 — местонахождение в Талыше; 2 — новое местонахождение, обнаруженное в 1975 г.

встречается. Оно является эдификатором в центральной части ареала — в Гиляне и Мазандаране (Иран).

Новое местонахождение железного дерева существенно дополняет наше представление об истории и географии этого редкого реликтового вида. Факт обнаружения его за пределами Гирканской флористической провинции представляет исключительный интерес. Железное дерево, считавшееся до сих пор классическим эндемом Гирканской провинции, отныне перестало быть таковым — оно характерно и для Флоры Большого Кавказа.

Новое местонахождение железного дерева находится в восточной части Алазанской долины, в 15—20 км юго-западнее г. Куткашена и в 2 км к востоку от сел. Чухур Кабала, в излучине р. Карачай и ее левого притока. Эти реки формируются за счет грунтовых вод (Карасу), а потому местность характеризуется повышенным увлажнением (см. рисунок).

Древостой нового местонахождения по своей структуре и составу напоминает фитоценозы с железным деревом в Талыше. Основными видами, формирующими сообщества, являются лапина *Pterocarya pterocarpa* C. A. Mey., ольха *Alnus barbata* C. A. Mey. и железное дерево. Единично встречаются граб кавказский *Carpinus caucasica* Grossh., тополь *Populus sosnowskyi* Grossh., орех *Juglans regia* L., алыча *Prunus divaricata* Ledeb., лещина *Corylus avellana* L., кизил *Cornus mas* L. Наиболее высокими в древостое являются тополь, лапина и ольха, достигающие соответственно 35, 22 и 20 м выс. и 120, 80 и 60 см в диаметре. Железное дерево достигает 10—15 м высоты и 26—32 см в диаметре. Из внеярусных растений следует указать на лианы *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., *Vitis orientalis* Gmel., *Rubus raddeanus* Focke.

Все перечисленные выше виды являются характерными для флоры Талыша. Только кизил и тополь Сосновского совершенно отсутствуют в составе флоры последнего. Тополь Сосновского в Талыше замещается тополем гирканским *P. hyrcana* Grossh.

Интересно, что в 15—20 км восточнее рощицы железного дерева сохранились большие массивы другого характерного для Талыша вида — дуба каштанолистного, который вместе с железным деревом составляет основное ядро гирканских реликтовых лесов. Это местонахождение дуба за пределами Гирканской провинции также является единственным. В общей сложности дуб этот в восточной части Большого Кавказа занимает около 1000 га.

Все лесообразующие виды хорошо возобновляются, особенно успешно вегетативным путем восстанавливаются лапина, ольха и тополь. Так же, как в Талыше, у железного дерева наблюдаются срастание стволов и ветвей, сохранение на зиму полусухих листьев, имеются и другие признаки, характерные для биологии этого вида. А. А. Гроссгейм (1940) справедливо отметил, что экологическая амплитуда железного дерева довольно велика и оно не несет черт деградирующего и вымирающего вида. Подтверждением этого служит тот факт, что в новом местонахождении железное дерево, занимая небольшую площадь среди огромного лесного массива, успешно выдерживает конкуренцию мощных в условиях избыточного увлажнения мезофильных пород, как лапина, ольха, тополь и др.

Новое местонахождение железного дерева еще раз подтверждает мнение о былой связи между флорами Алазанской долины (Большой Кавказ) и Талыша. Общими для обоих районов видами до сих пор считались *Juglans regia*, *Pterocarya pterocarpa*, *Diospyros lotus* L., *Acer insigne* Boiss., *Danae racemosa* L., *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., а теперь также *Parrotia persica* C. A. Mey. Это вполне объяснимо, если учесть, что в Алазанской долине и прилегающих к ней горных ущельях южного склона Большого Кавказа благодаря Главному Кавказскому хребту, защищающему указанную долину от вторжения холодных воздушных масс с севера, господствует влажный теплоумеренный климат. Долину с юга от горячих ветров центральной степной части Азербайджана защищают горные системы Боздага и Шекинское плоскогорье, поэтому среднегодовая температура здесь 14.2°, т. е. на 2—3° выше, чем на соответствующих высотах Малого Кавказа, и почти такая же, как в Талыше. Среднегодовое количество осадков в Куткашене составляет 952, в Ленкорани — 1250 мм. Небольшая разница в количестве осадков компенсируется большим количеством их в период вегетации (в Куткашене — 608, в Ленкорани — 353 мм).

В заключение следует указать, что в прошлом, до оледенения, древние реликты были широко распространены на территории Большого Кавказа. Однако в результате оледенения и охлаждения климата одни виды совершенно вымерли, а другие сохранились только в рефугиумах. Ярким примером этого является сохранение в Алазанской долине целого ряда видов, ныне широко распространенных в Гирканско-колхидской провинции.

Учитывая большую ценность для науки участка с железным деревом в районе Куткашена, его следует оградить и объявить памятником природы, ибо отныне он станет местом посещения биологов, ботаников и лесоводов.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1940). Реликты Восточного Закавказья. — Сафаров И. С. (1964). Новое местонахождение каштана съедобного в Нагорном Карабахе. ДАН Азерб.ССР, XX, 12. — Сафаров И. С. (1966). Новое местонахождение платана (*Platanus digitifolia* Palib.) в Азербайджане. Бот. ж., 51, 6. — Сафаров И. С. (1967). О внутривидовой систематике реликтовых древесных пород Закавказья. Тез. совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л. — Сафаров И. С. (1968). О двух новых местонахождениях третичных реликтов в лесах Азербайджана. Лесн. ж., 4.

Институт ботаники
АН Азербайджанской ССР,
Баку.

Получено 10 XII 1975.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.9 (438)

Казимеж Зажицкий

СОВРЕМЕННЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПОЛЬШЕ

K. ZARZYCKI. MODERN DIRECTIONS OF GEOBOTANICAL STUDIES IN POLAND

Еще в декабре 1973 г. Е. М. Лавренко предложил мне написать обзорную статью о польских геоботанических исследованиях. Я охотно взялся за это дело. В коротком очерке, однако, трудно дать полный синтетический обзор польских достижений в области геоботанических исследований. Поэтому я лишь кратко охарактеризую современные направления геоботанических исследований в Польше и укажу важнейшую литературу. Этот обзор я начну с геоботанической характеристики страны, упомяну главные исследовательские центры и периодические издания, в которых наиболее часто печатаются результаты геоботанических исследований. Это облегчит заинтересованным советским читателям разыскание оригинальных научных публикаций.

Географическое положение и геоботаническое районирование Польши

Польская Народная Республика занимает площадь около 312 тыс. км^2 в переходной зоне между Западной и Восточной Европой (между 14°07′ и 24°08′ в. д.). На севере она простирается до Балтийского моря (54°50′ с. ш.), на юге — до Карпат и Судет (49° с. ш.). Средняя плотность населения превышает 100 человек на 1 км^2. Только 2.7% площади страны расположено выше 500 м над ур. м.; самая высокая вершина польских Татр — Рысы (2499 м). В плейстоцене почти вся территория страны находилась в области оледенения, поэтому большие пространства занимают песчаные и песчано-глинистые почвы, подзолистые или лесные буроземы. Климат Польши умеренный, с преобладанием осадков в наиболее теплый период (июль). Годичная сумма осадков составляет около 500 мм в центральной Польше и около 1500 мм в Татрах, а средняя годовая температура воздуха колеблется соответственно от 7 до 4°. Климат страны меняется не только от Балтийского моря к горам, но также с запада на восток. От западных границ к восточным происходит повышение температуры в летние месяцы и снижение ее в зимние, увеличение годичной амплитуды температур; наблюдается также ряд других явлений, свидетельствующих о возрастании континентальности. В соответствии с этим в направлении с запада на восток уменьшается число атлантических видов во флоре и возрастает число континентальных.

Если рассматривать положение Польши на фоне растительных формаций (Лукичева, Сочава, 1964), то выясняется, что ее территория расположена почти целиком в лесной зоне; лишь северо-восточные окраины следует отнести к суббореальной зоне, а небольшие районы юго-восточной Польши на границе с Украинской ССР имеют некоторые геоботанические связи с понтическими формациями.

Польша расположена в пределах двух среднеевропейских провинций:

1) Низменно-возвышенная провинция отличается господством лиственных и смешанных лесов. Она разделяется на ряд геоботанических регионов меньшего ранга. Самый важный, охватывающий большинство польских земель, — Балтийский регион; лишь северо-восточный участок включается в Северный регион (Szafer, 1972).

2) Горная Среднеевропейская провинция, которая разделяется на две подпровинции: Судетско-Герцинскую (включающую Судеты) и Карпатскую, в которую входят Западные и Восточные Карпаты.

На значительной территории страны в доагрикультурный период господствовали лиственные и смешанные леса. Современный ландшафт Польши лишь в небольшой его части сохранился в состоянии, близком к первичному: около $^1/_4$ площади страны имеет более или менее естественный ландшафт, остальные $^3/_4$ — антропогенный. В лесах, которые покрывают около 26% площади страны, искусственно (до 70%) увеличена доля *Pinus sylvestris*. Важную роль играют сосновые боры (Vaccinio myrtilli-Pinetum), смешанные боры (Pineto-Quercetum) и груды, т. е. дубово-грабовые леса (Querceto-Carpinetum s. l.).

В низких поясах гор — в лесах — велика доля бука и пихты, в более высоких преобладают ельники. Наибольшие территории занимают насаждения карпатской горной сосны и альпийская растительность. Ксерофильной растительностью в виде экстразональных островов покрыты небольшие площади на низменности.

В связи с быстрой индустриализацией и урбанизацией страны сильно уменьшается площадь влажных лугов и торфяников. В сфере отрицательного воздействия промышленности находится также около 500 тысяч га леса. Почти нет районов, которые не находились бы под меньшим или большим воздействием человека.

Главные центры геоботанических исследований; периодические издания, учебники, библиографии

Современные геоботанические исследования (ботанико-географические, фитосоциологические и экологические) получили развитие в Польше между первой и второй мировыми войнами благодаря деятельности многих исследователей, в том числе В. Шафера, И. Пачоского, Б. Павловского, С. Кульчиньского, А. Козловской и др. Их работы явились продолжением ботанических исследований, прежде всего флористических, которые проводились в XIX в. (Б. Котуля, Г. Запалович, Э. Волошак и Ю. Роста-финьский и др.).

Вторая мировая война прекратила на несколько лет всякую научную деятельность и творческую работу в Польше, принесла смерть многим исследователям, привела к гибели многих материалов и рукописей. После войны к старым научным центрам присоединились новые, так что исследованиями была охвачена вся страна.

В настоящее время геоботанические исследования в Польше ведутся научными учреждениями Польской академии наук (Институт ботаники и Институт охраны природы в Кракове; Экологический институт в Дзекануве близ Варшавы; Дендрологический институт и Арборетум в Курнике около Познани), в институтах Министерства лесного хозяйства и Министерства сельского хозяйства (Институт лесных исследований в Варшаве, Институт мелиорации и лугопастбищных угодий в Фалентах около Варшавы и его филиалы), и в многочисленных учебных заведениях — на кафедрах систематики и географии растений университетов, кафедрах ботаники и экологии сельскохозяйственных академий, в меньшей степени — в медицинских академиях и в высших педагогических школах Кракова, Варшавы, Познани, Вроцлава, Люблина, Лодзи, Торуни, Ольштына, Щецина и Гданьска.

Список лиц, которые трудятся на поприще экологии, дает «Informator ekologiczny» (Экологический справочник, 1971).

Работы в области флористики, географии растений, фитосоциологии и экологии, понимаемой в широком смысле (в том числе биоценологические), публикуются в многочисленных научных журналах. Укажу лишь важнейшие из них:

Acta Agraria et Silvestria, ser Silvestris (Краков);
Acta Mycologica (Варшава);
Acta Societatis Botanicorum Poloniae (Варшава);
Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sect. C (Люблин);
Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią (Познань);
Ekologia Polska, ser. A (Варшава);
Fragmenta Floristica et Geobotanica (Краков);
Monographiae Botanicae (Варшава);
Ochrona Przyrody (Краков);
Phytocoenosis (Варшава—Беловежа);
Prace Komisji Biologicznej Poznańckiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk (Познань);
Studia Naturae, ser. A (Краков);
Studia Societatis Scientiarum Torunensis, sect. D (Торунь);
Zeszyty Przyrodnicze (Ополе), а также «Zeszyty Naukowe» отдельных университетов и сельскохозяйственных академий.

Трудом, в котором сделана попытка объективного синтеза достижений польских ученых в области географии растений, является книга «Szata roślinna Polski» («Растительный покров Польши»). Первое ее издание (рец.: Бот. журн., 45, 6 : 774—777, 1960), подготовленное коллективом сотрудников из Кракова под руководством Владислава Шафера, опубликовано в 1959 г., а первый том ее на английском языке вышел в 1966 г. Второе, исправленное и дополненное издание появилось в 1972 г.: Szafer, Zarzycki (ред.), 1972. В первом томе охарактеризованы исторический фон и пути развития географии растений в Польше, указаны факторы, влияющие на распространение растений, и освещено воздействие человека на растительный покров. Представлена краткая статистическая характеристика польской флоры и ее элементов, синтетически изложены результаты ее кариологических исследований. Даны перечень и характеристики сообществ материковой и пресноводной растительности, а также растительности польской части Балтийского моря. Одна глава посвящена развитию растительности польских земель в четвертичном периоде, а последняя глава — роли возделываемых растений в развитии материальной культуры Польши. Во втором томе подробно охарактеризован растительный покров разных районов страны. Кроме многочисленных карт в тексте, на вкладышах представлено геоботаническое районирование Польши и показано распространение важнейших видов деревьев и кустарников, а также размещение национальных парков и резерватов.[1] В конце книги помещена обширная библиография (60 страниц). «Szata roślinna Polski» и «Ogólna geografia roślin» («Общая география растений») — курс, принадлежащий перу В. Шафера, дополняют друг друга и образуют органическое целое. Эти работы являются основными учебниками для студентов.

Кроме того, по геоботанике, или экологии в широком смысле, опубликованы следующие руководства: «Wstęp do fitosocjologii» («Введение к фитосоциологии»), написанное Славиньским (1947—1950), и «Ekologia roślin» («Экология растений») Мотыки (1962). Из иностранных работ переведены на польский язык «Введение в практическую фитосоциологию» Скамони (1967), «Фитосоциология» Фукарека (1967), «Экология растений» Шенникова (1952), «Основы экологии» Одума (1963, второе издание находится в печати), «Агроэкология» Тишлера (1971); опубликовано также несколько курсов лекций (на правах рукописи) по фитосоциологии, геоботанике и экологии.

---

[1] Площадь отдельных парков составляет от 22184 до 1440 га, резерватов — от 12 684 до 0.1 га.

Польские достижения в области фитосоциологии представляют:

1) «Bibliografia fitosocjologiczna Polski» («Фитосоциологическая библиография Польши» — до сих пор опубликованы четыре части, причем 4-я часть за 1967—1970 гг.) содержит региональные и тематические обзоры с переводом на немецкий язык;

2) «Bibliografia polskich map fitosocjologicznych» («Библиография польских фитосоциологических карт»).

Обзор современного состояния и перспектив развития польской географии растений дал Я. Корнась (Kornaś, 1971), экологии растений — В. Матушкевич (Matuszkiewicz, 1972), систематики растений — Б. Павловский (Pawłowski, 1963, 1971) и А. Ясевич (Jasiewicz, 1973).

География растений

Флористика (высшие и низшие растения). Польская флора в связи с географическим положением страны и ее историей в плейстоцене довольно бедна; она насчитывает около 2400 видов сосудистых растений. Флористическая изученность Польши довольно хорошая, но неравномерная. К наиболее исследованным принадлежат районы, особенно интересные в природном отношении (Татры, Пенины, более высокие пояса Бескидов, Карконоше) или же расположенные вблизи старых университетских центров (Кракова, Познани, Варшавы и Вроцлава). Слабее исследованы территории, менее интересные и менее доступные, но и здесь уже ведутся исследования. Их осуществление крайне необходимо в связи с сильными изменениями флоры, происходящими под влиянием антропогенных преобразований природной среды.

Развитие флористики, которая является наиболее элементарным разделом географии растений, неразрывно связано с прогрессом систематики растений: основу исследований о распространении и экологии видов составляют «Флоры» и другие таксономические труды, позволяющие их правильно определять. В этой области положение, особенно в отношении высших растений, является удовлетворительным. Мы располагаем хорошим определителем сосудистых растений для всей флоры Польши «Rośliny polskie» («Польские растения»), составленным В. Шафером, С. Кульчиньским и Б. Павловским, изданным в 1953 г. и стереотипно переизданным в 1967 и 1969 гг., который требует, однако, переработки в целях включения новых материалов; переиздание предполагается в недалеком будущем. Проводятся работы над многотомным трудом «Flora polska» («Польская флора»). В 1919—1972 гг. опубликованы 13 томов; готовится последний том, содержащий роды *Hieracium* и *Taraxacum*. Опубликованы один том оригинальной «Флоры Татр» (Pawłowski, 1956) и 30 тетрадей «Florae polonicae terrarumque adiacentium iconographia» («Атлас польской флоры»).

Исследования флоры низших растений, как и в других странах, далеко отстают от изучения высших растений. «Флору» споровых растений Польши начали издавать в 1957 г. К настоящему времени опубликованы Мхи (2 тома), Печеночники (1 том) и Миксомицеты (1 том), а также несколько томов, посвященных грибам и лишайникам. Из намеченных 18 томов «Пресноводной флоры Польши» до сих пор опубликовано 11. Из серии определителей издан один том, посвященный грибам; в печати находится «Флора лишайников Польши».

В послевоенный период оживились исследования в области флористики, флористической картографии и т. д. Опубликованные работы имеют преимущественно местный или региональный характер; большинство из них посвящено высшим растениям, значительно меньше работ, касающихся низших растений. Карты ареалов, охватывающие всю страну, появляются часто в таксономических работах (Pawłowski, 1966 — *Thymus*; Żukowski, 1969 — *Cyperoideae*). Детально исследовано распространение многих охраняемых растений.

Изучается распространение групп видов, интересных с экологической или фитосоциологической точки зрения, например видов, связанных с ассоциацией Querceto-Carpinetum. Непосредственно практическим целям служат карты распространения дикорастущих полезных растений, связанные иногда с оценкой их ресурсов (например по лекарственным растениям — работы Туровской и ее сотрудников, публикуемые с 1961 г.). Имеются также исследования распространения в Польше некоторых представителей споровых растений (мхов, высших грибов и т. д.).

Значительно продвинулись работы над составлением региональных флористических атласов Силезии, Белостокского воеводства и Карпат. Уже несколько лет выходят отдельными выпусками два атласа, относящиеся ко всей стране: «Атлас распространения деревьев и кустарников в Польше» и «Атлас распространения споровых растений в Польше». Издание первого атласа начато в 1963 г. и должно быть закончено в 1980; до сих пор издано 16 тетрадей. Текст дается на польском, английском и русском языках. Уже обработаны материалы по распространению почти половины видов деревьев и кустарников, дико растущих в Польше.

Имеются также списки отмеченных в Польше лишайников (Tobolewski, 1965) и печеночников (Szweykowski, 1958).

Польские исследователи участвуют в международном сотрудничестве в области флористической картографии. Здесь наиболее важным является подготовка материалов для атласа распространения сосудистых растений в Европе («Atlas florae Europaeae»). Польские микологи принимают участие в составлении карт распространения высших грибов в Европе.

Особенностью польской фитогеографии являются очень детальные исследования вертикального размещения видов в горах, связанные с «карпатскими» традициями прошлого столетия (работы Б. Котули и Г. Заваловича). В результате собран огромный фактический материал, а в последние годы все отчетливее намечаются попытки синтеза этих данных. Большим достижением является своеобразная классификация видов по их высотному распределению, произведенная Павловским (Pawłowski, 1948), а затем развитая Корнасем (Kornaś, 1955) и др. Предприняты также детальное изучение и интерпретация вертикальных ареалов растений в горах (Piękoś, 1968).

Особенного внимания заслуживают работа Новака (Nowak, 1972), посвященная всестороннему анализу размещения лишайников в польских Западных Бескидах, а также исследования Фабишевского (Fabiszewski, 1968).

Синтетические геоботанические обзоры меньших или больших районов составляют своеобразную и сильную сторону польских достижений в области широко понимаемой географии растений. У нас создана собственная модель работ, гармонически связывающая в единое целое данные флористической, исторической, экологической и фитосоциологической фитогеографии. Кроме локальных работ этого типа (Горце — Kornaś, 1955; Западные Бещады — Jasiewicz, 1966; Добжинская возвышенность — Kępczyński, 1965; Волин — Piotrowska, 1966, и т. д.), вышли из печати монографии, посвященные обширным районам: Западному Поморью (Czubiński, 1950) и Восточному Поморью (Polakovski, 1963), а также сводка типа учебника в масштабе всей страны, имеющая мало аналогов в мировой литературе (упоминавшийся выше «Растительный покров Польши»).

Историческая география растений. Особенно велики и своеобразны польские достижения в области исторической географии растений, берущие начало в деятельности И. Пачоского, М. Рациборского и В. Шафера. Их развитие тесно связано с достижениями палеоботаники. Следует отметить наибольшие успехи в реконструкции изменений растительного покрова и условий его существования в четвертичном периоде и конце третичного, прежде всего исторических сукцессий лесных формаций, в выявлении эволюции климата, а также влияния доисторического и раннеисторического человека на растительность. Этой теме посвящен ряд ценных трудов. Синтетическую картину изменений растительности на территории Польши в четвертичном периоде представил Сьродонь (Środoń, 1972), давший также обстоятельный обзор литературы по этому вопросу.

Исследования в области кариологии и изменчивости растений. Успешно развиваются в Польше исследования на стыке исторической географии, таксономии и цитологии растений, особенно посвященные кариологическому анализу флоры, распределению и истории различных кариотипов, процессам скрещивания и интрогрессии, а также их эволюционной интерпретации (Pogań, 1972). Число кариологически изученных таксонов покрытосеменных растений Польши, включенных в список, опубликованный Скалиньской и Погань (Skalińska, Pogań, 1973), равно 670. Заслуживают внимания исследования происхождения и истории немногих польских эндемичных видов. Особенно плодотворными оказались здесь экспериментальные методы, использованные между прочим при изучении ойцовской березы (*Betula oycoviensis* Bess. Jentys-Szaferowa et al., 1974). Биометрическими методами изучалась изменчивость нескольких видов травянистых растений в зависимости от сообществ, в которых они произрастают, а также изменчивость листьев деревьев и кустарников из различных биотопов Беловежского национального парка (Białobrzeska et al., 1970; Jentys-Szaferowa, 1971).

Изучая *Potentilla erecta*, которая имеет широкую экологическую амплитуду, Сташкевич (Staszkiewicz, 1974) обнаружил статистически достоверные различия в величине растений, длине листьев, размере цветков и т. п. у трех субпопуляций, растущих в трех различных соседних луговых сообществах в Пенинах. После применения фосфорно-азотного удобрения все субпопуляции стали морфологически сходными; растения из различных местообитаний в огородных культурах росли неодинаково.

Синантропизация растительного покрова. В центре внимания фитогеографов и экологов растений в Польше за последние 30 лет оказалась проблема синантропизации растительного покрова страны, т. е. вопрос о современных изменениях флоры и растительных сообществ, связанных с деятельностью человека. Этот интерес развивается в соответствии с прогрессом мировой науки. Антропогенные изменения природной среды на Земле и их практические последствия для будущих поколений человечества выдвинулись в настоящее время на первое место среди проблем, поставленных жизнью перед биологическими науками. Поэтому международные организации активно пропагандируют и организуют исследования, посвященные процессам преобразования и синантропизации биосферы. Интерес польских ботаников к этим проблемам выразился в проведении в научных центрах Польши многочисленных симпозиумов, посвященных изучению изменений флоры и растительности страны. Их результаты были опубликованы в «Материалах Института прикладной фитосоциологии Варшавского университета», а затем в ежеквартальном журнале «Phytocoenosis», который является продолжением «Материалов».

Почти все польские работы, касающиеся синантропизации, являются достижением последних 30 лет. Первоначально они носили флористический или фитосоциологический характер. В области исследования синантропной флоры страны имеются значительные успехи. Всесторонне изучена и проанализирована в географическом и историческом отношении флора ряда городов: Познани, Гданьска, Хелма, Ополе, Щецина, Лодзи и др.

Изучалась также флора промышленных районов, железнодорожных путей, коммуникационных узлов и т. д. Развивались исследования истории современных миграций отдельных синантропных пришельцев и механизма этих миграций (например, Trzcińska-Tacik, 1963). В ряде случаев результаты этих работ представлены в виде карт. Благодаря сотрудничеству ботаников и археологов собрано много данных о синантропных растениях доисторического и раннеисторического периодов. Много внимания также уделяется классификации синантропных растений с точки зрения их происхождения, истории, степени освоения в нашей стране и т. д. Разработана новая система их классификации (Kornaś, 1968). Начаты исследования отношения новых пришельцев к местной флоре, процессов их проникновения в различные сообщества, а также последствий этих явлений для флоры и местной растительности.

Значительно меньше мы знаем об исчезновении различных компонентов нашей флоры, хотя и здесь имеется много наблюдений, посвященных вымиранию видов отечественной флоры, например торфяной, некоторых реликтовых видов, а также специализированных сорняков льна (Polakowski, 1962; Jasnowski, Jasnowska, Markowski, 1968). Эти данные имеют особое значение как основа охранных мероприятий, препятствующих обеднению генофонда нашей флоры. Благодаря изучению антропогенных изменений в размещении растений возникает новый взгляд на общие основы фитохорологии, прежде всего на вопросы динамики ареала.

Особого внимания заслуживают синтетические исследования совокупности синантропизационных процессов, установление для них некоторых общих закономерностей и возможных прогнозов. Здесь следует упомянуть прежде всего работы Фалиньского (Faliński. 1966), Корнася (Kornaś, 1972a) и Олячека (Olaczek, 1972)

В связи с большой важностью этой проблемы работы по изучению синантропизации растительного покрова Польши за последние годы усиливаются. Центр тяжести в настоящее время передвинулся с простой регистрации отступания местных видов или появления пришельцев на все более широкие проблемные исследования, учитывающие изменения целых экосистем. Эти работы носят характер многолетних комплексных исследований при участии многих специалистов. В течение 15 лет изучалось, например, как изменяется растительность вокруг карьера добычи серы в Пясечне около Тарнобжега, где в связи с формированием обширной депрессионной воронки произошли усыхание древостоев, исчезновение многих видов травянистых растений, массовое распространение на ранее сырых лугах крапивы и различных видов сорно-полевых растений. Всесторонние исследования ведутся также в промышленной Силезии в связи с развитием Легницко-Глоговского медного округа. Здесь изучаются образование сухостоя, кислотность и степень буферности коры деревьев, накопление Cu, Pb и S в некоторых видах высших растений и грибов, пересыхание лугов и массовое развитие шляпочных лесных грибов и т. д. Исследования, которые ведутся на территории Неполомицкой Пущи около Кракова, как нам кажется, показали, что накопление серы в растениях, поедаемых затем дичью, влияет на метаболизм животных, что приводит между прочим к слабому развитию рогов. Ведутся исследования, как противодействовать отрицательным влияниям промышленности на леса и их удобрения с самолетов без соответствующего анализа экологических последствий этих начинаний. Опыты, которые ведутся в лесничестве Паневник около Катовиц, должны выявить влияние различных удобрений на прирост древостоя, на флору сосудистых растений и грибов, на ферментативную активность почвы и т. п. В удобренных два года назад сосновых борах (Vaccinio myrtilli-Pinetum) сильно разрослись травы и появились такие виды, как *Oenothera biennis* и *Galinsoga ciliata*. Мы являемся свидетелями вымирания местных видов растений и распространения синантропных видов даже в национальных парках и резерватах.

Образцовыми примерами работ в этой области могут служить труды Фалиньского (Faliński, 1966) и Михалика (Michalik, 1974).

Заслуживают внимания также исследования, посвященные зарастанию терриконов и промышленных отвалов, как основа для их сознательной рекультивации (Trzcińska-Tacik, 1963; Greszta, Morawski, 1972).

Гродзиньска (Grodzińska, 1971) констатировала наличие корреляции между степенью загрязнения воздуха соединениями серы и кислотностью коры у нескольких видов деревьев. На промышленных территориях южной Польши кора деревьев более кислая, чем в условиях незагрязненного воздуха северо-восточных районов, в лесных комплексах Беловежской Пущи.

Влияние промышленных загрязнений воздуха на растительность изучали также Чиж и др. (Czyź et al., 1968), Воляк (Wolak, 1968), Соколовский и Кавецка (Sokołowski, Kawecka, 1968).

Исследования Зужицкого (Zurzycki, 1950), обнаружившего существование лишайниковой пустоши в Кракове, в настоящее время развиваются в различных научных учреждениях. Рыдзак (Rydzak, 1969) много лет исследовал состав и изменения флоры лишайников ряда городов Польши; он выдвинул гипотезу, что исчезновение многих видов лишайников в городах вызвано не только загрязнением воздуха, как предполагают большинство исследователей, но также другими факторами, в первую очередь сухостью воздуха.

Фитосоциология (фитоценология) с синэкологией

Растительные ассоциации. Фитосоциологические исследования, начатые 50 лет назад изучением татринских растительных ассоциаций, особенно интенсивно развивались в Польше в послевоенный период. На эту тему опубликованы десятки мелких и крупных научных работ, учтенных в упоминавшейся выше «Фитосоциологической библиографии Польши». Исследования проводились преимущественно на основании методики среднеевропейской геоботанической школы. Примененная методика составления фитосоциологических описаний и их обработки общеизвестна (Pawłowski, 1972). Использование единой методики на территории всей страны облегчило синтез данных, относящихся к различным типам растительности в масштабе всей страны; с другой стороны, это приводит к известной односторонности. Наряду с главным руслом польской фитосоциологии. основанном на концепциях Браун-Бланке, развивались, хотя менее интенсивно, другие направления, представителями которых были Пачоский, Мотыка, частично Славиньский. В фитосоциологических исследованиях многие польские ботаники пользовались методом Чекановского, введенным в геоботанику Кульчиньским в 1928 г., а также методом дендритов (например, Matuszkiewicz W.. Polakowska, 1955; Faliński, 1966). С помощью статистических методов проведен анализ границ фитоценозов (Matuszkiewicz J., 1972). В настоящее время исследования растительности с применением статистических методов изучения ведутся главным образом в Варшаве (Kwiatkowska, 1972) и Торуни.

В фитосоциологических работах, которые часто носят монографический характер и сопровождаются многочисленными фитосоциологическими таблицами и описаниями почвенных профилей, рассматриваются обычно флористический состав исследуемых ассоциаций или сообществ, их развитие, зависимость и связь с местообитанием, в первую очередь с почвой. Как правило, принимались во внимание мхи и лишайники. Были описаны также группировки лишайников, мхов и печеночников, которые часто имеют характер синузий в пределах сообществ высших растений, прежде всего в лесах. Проведено много микробиологических исследований в растительных ассоциациях с учетом функциональных групп бактерий, играющих важную роль, например, в азотном обмене.

Особенно много исследований посвящено лесным сообществам. Примером этих работ служат труды Матушкевича (Matuszkiewicz W., 1952), в которых охарактеризованы лесные ассоциации Беловежского национального парка и условия, в которых они развиваются, а также работы Медвецкой-Корнась (Medwecka-Kornaś, 1952) по лесным ассоциациям Краковской Юры. Тысячи фитосоциологических описаний, сведенных в картотеки, дали возможность В. Матушкевичу и его сотрудникам синтетически охватить целые группы лесных сообществ. Благодаря этому мы уже имеем четкую картину флористической, географической и экологической дифференциации в Польше и Средней Европе дубово-грабовых и буковых лесов, сосновых боров, пойменных лесов и т. д. (Matuszkiewicz W., A. Matuszkiewicz, 1973). Число геоботанических публикаций, посвященных лесам, настолько значительно, что здесь нет возможности цитировать даже наиболее ценные из них. Особенно большие достижения в этой области, кроме упомянутых авторов, имеют Войтерский, Пётровска, Целиньский, Панцер-Котеёва, Кротоска, Токаж, Издебский, Соколовский. Сжатую характеристику лесной растительности Польши в последнее время дала Медвецка-Корнась (Medwecka-Kornaś, 1972), а Матушкевич (Matuszkiewicz W., 1967) представил систематический обзор всех растительных сообществ Польши.

Много внимания посвящено также луговым и пастбищным ассоциациям как на низменностях, так и в горах. Всесторонне изучались между прочим молиниевые луга и их флористическая дифференциация и экология (Grynia, 1962, 1968), осоковые луга (Denisiuk, 1967) и т. д.

В книге Новиньского (Nowiński, 1967) даны описание и обзор злаковых и осоковых сообществ Польши.

Много внимания уделяется также неоднородности и экологии экстразональной ксерофитной растительности, встречающейся главным образом на юге страны, а также в долинах Вислы и Одры на севере. Большинство этих сообществ имеет в Польше антропогенный характер; при прекращении рубки деревьев и выпаса в природных резерватах быстро появляется кустарниковая и лесная растительность. Из более важных публикаций, посвященных ксерофитной растительности, следует упомянуть труды Медвецкой-Корнась (Medwecka-Kornaś, 1959), Цейновой (Ceynowa, 1968), Глазка (Głazek, 1968), Целиньского и Филипека (Cieliński, Filipek, 1958), Фиялковского и Издебского (Fijałkowski, Izdebski, 1959).

В настоящее время сильно продвинулось вперед изучение состава сорно-полевых, а также рудеральных ассоциаций, сопутствующих поселкам, транспортным линиям и промышленным центрам, и их требований к условиям местообитания (Kornaś, 1972a, б).

Темой оживленной дискуссии было существование синантропных ассоциаций. Представляют ли фитоценозы, развивающиеся в следующие за засухой годы на одном и том же поле, различные ассоциации или же разные аспекты одной ассоциации? Подавляющее большинство польских исследователей в настоящее время склоняется к точке зрения Браун-Бланке, Сукачева и других исследователей, признающих существование синантропных ассоциаций.

По водной растительности обширный список литературы в последнее время составил Мовшович (Mowszowicz, 1971). Предпринята также попытка синтетического охвата ассоциаций свободно плавающих водных растений, основанная на всесторонних исследованиях по всей стране. Кроме растительности естественных водных бассейнов (работы Домбской, Кемпчиньского, Фиялковского), изучено формирование водных и болотных растительных сообществ на местах выемки торфа.

Исследование растительности торфяников концентрируется главным образом в Шецинском научном центре, где работает М. Ясновский со своими сотрудниками, а также во Вроцлавском, где ими руководит профессор Толпа. В связи с нарушением гидрологического режима происходят резкие изменения в составе растительности торфяников, исчезают многие виды растений. Интересные исследования растительности торфяников провели Ясновский (Jasnowski, 1962), Оськвит (Oświt, 1973). Палчиньский (Pałczyński, 1974). Обзор польских исследований по торфоведению представил Палчиньский (Pałczyński) в статье, опубликованной в «Ботаническом журнале» в 1969 г.

Подводные растительные сообщества Балтийского моря были объектом исследований ботаников и зоологов (Kornaś, Medwecka-Kornaś, 1950; Kornaś, Pancer, Brzyski, 1960). Фитосоциологическими методами изучены сообщества водорослей как свободноплавающих, так и прикрепленных. Галофитная растительность внутренних районов страны является уже несколько лет объектом фитосоциологических и экологических исследований Вильконь-Михальской (Wilkoń-Michalska, 1963), а галофитной растительностью у Балтийского моря и проблемами ее охраны занимается Пётровска (Piotrowska, 1974). Исследовались ассоциации низших растений: лишайников — Новак (Nowak, 1960), Тоболевский (Tobolewski, 1961), Фабишевский (Fabiszewski, 1967); водорослей — Бор (Bohr, 1962) и Васылик (Wasylik, 1971).

Грибы в растительных ассоциациях. Важное значение в жизни цветковых растений имеют симбиотические грибы, образующие микоризу. Их размещение тесно связано с характером растительных сообществ, как это впервые доказали исследования Доминика и его сотрудников — Несляка и Пахлевского, проведенные в Польше (Dominik, 1951, 1961). Оказалось, что в пионерных ассоциациях, поселяющихся на незатронутых почвообразованием минеральных субстратах, например на приморских дюнах, морских отмелях и высокогорных осыпях, преобладают высшие (автотрофные) растения без микоризы. Зато в ассоциациях с почвой, богатой перегноем, решительный перевес имеют микотрофные виды.

Важным компонентом биоценоза являются паразитические грибы. В последнее время в Польше все больше значения придается анализу видового состава и оценке обилия паразитических грибов в строго определенных ассоциациях высших растений и условиях местообитания. Куцьмеж (Kućmierz, 1973) в результате детальных исследований на протяжении ряда лет составил список паразитных грибов, обитающих в ассоциациях высших растений Ойцовского национального парка. Больше всего грибов обнаружено в сообществах с нарушенным биоценотическим равновесием и на границах сообществ. В ассоциациях с очень постоянным составом паразиты отмечаются ежегодно, но редко в большом количестве. Кажется, что равновесие между паразитами и их хозяевами является здесь более или менее постоянным. В ассоциациях с нарушенным биоценотическим равновесием, чаще всего несколько разрушенных (особенно, когда интродуцируются новые растения-хозяева), паразиты встречаются массово.

Доля шляпочных грибов зависит от характера сообществ. Особенно разнообразную флору макромицетов имеют лиственные и смешанные леса, а также боры. Благодаря многолетним кропотливым исследованиям на стационарных опытных площадках, которые ведутся в последнее время в Польше в большом масштабе как в лесных, так и в луговых ассоциациях (Wojewoda, 1960; Gumińska, 1962; Lisiewska. 1966, 1974; Bujakiewicz, 1970, и литература, цитированная этими авторами), отмечены отчетливые сезонные аспекты, характеризующиеся массовым появлением грибов. Его масштабы зависят от условий погоды данного года. Некоторые лесные ассоциации, возможно, имеют лишь свойственные им виды шляпочных грибов, впрочем немногочисленные и обычно не особенно распространенные.

Изучение местообитаний. В большинстве польских фитосоциологических работ, кроме флористического состава и структуры сообщества, учитываются также условия местообитания, в которых оно развивается. Исследуются прежде всего почвенные отношения — описываются почвенные профили и проводятся химические анализы почвенных образцов. Благодаря этому в настоящее время мы хорошо ориентируемся, в каких почвенных условиях развиваются определенные растительные сообщества. Среди многих работ упомянем здесь исследования Адамчика (Adámczyk, 1965), посвященные связям между скальным основанием, почвой и растительностью, а также интересный труд Прусинкевича и Ковальковского (Prusinkiewicz, Kowalkowski, 1964) о почвах Беловежского национального парка.

Давнюю традицию имеют также микроклиматические исследования в различных растительных ассоциациях. Самая длинная серия наблюдений ряда климатических элементов имеется более чем для десяти лесных ассоциаций Беловежского национального парка; там изучались также глубина промерзания почвы, залегание снежного покрова и т. д.

Много внимания посвящено также грунтовым водам в растительных сообществах. Для многочисленных торфяных, луговых и лесных сообществ отмечена тесная зависимость растительности от глубины залегания и колебания зеркала грунтовых вод (Zarzycki, 1958: Fabijanowski, Zarzycki, 1967). Понижение их зеркала ведет, как правило, к преобразованию сообществ; такие процессы протекают часто в большом масштабе в связи с расширением открытых разработок различных месторождений, укреплением берегов рек и мероприятиями по осушению (Fabijanowski, Zarzycki, 1961).

Фенологические исследования. В настоящее время в Польше такие работы ведутся в лесных, луговых и полевых сообществах. Из более обширных работ заслуживают внимания исследования Кротоской (Krotoska, 1961) по фенологии грондов в Великой Польше, а также основанная на 11-летней серии наблюдений диссертация Фалиньской (Falińska, 1973). Фенологические различия 10 исследованных лесных ассоциаций проявляются прежде всего в различной длине вегетационного сезона, в разных сроках максимального развития растительного покрова, а также в разной интенсивности отдельных фаз развития. Фенологические исследования полевых ассоциаций провела Сыхова (Sychowa, 1959), а сезонные изменения растительности и первичной нетто-продукции на райграссовом лугу (Arrhenatheretum) изучала Янковска (Jankowska, 1967).

Исследования по охране флоры и растительности. Как уже упоминалось, многие геоботанические работы ведутся на территориях, подлежащих охране, в частности в национальных парках и резерватах (с целью их правильной организации и использования, согласно правилам охраны природы). Естественнонаучной инвентаризацией уже охвачены все польские национальные парки. Результатом этих исследований являются большие монографии, посвященные большинству наших национальных парков, издаваемые Институтом охраны природы Польской Академии наук в Кракове. Много внимания посвящается охраняемым видам растений, изучению их экологии с тем, чтобы затем осуществить необходимые мероприятия по их охране.

Общие проблемы охраны природы, в том числе охраны флоры и растительности, а также природной среды, были освещены в обширных коллективных трудах «Охрана природы и ее ресурсов» под ред. В. Шафера (1965) и «Охрана естественной среды человека» под ред. В. Михайлова (1973). Этот труд появился также на английском языке в 1973 г.

Геоботанические исследования вне границ Польши. Польские ботаники проводили исследования по фитосоциологии и географии растений на юге Франции, на Балканском полуострове, на Шпицбергене, в лесах Северной Америки и в Африке. Изучение растительных ассоциаций, установление верхней границы леса и решение некоторых общих геоботанических проблем были целью работ, проведенных на территории Украинских Карпат в Чивчинских горах (Pawłowski, 1948; Środoń, 1948; Pawłowski, Walas, 1949).

Особого внимания заслуживает, однако, обобщающий труд Павловского (Pawłowski, 1970), посвященный проблеме эндемизма флоры Альп и Карпат, в котором, кроме полных списков эндемичных видов для этих гор, помещены также карты размещения видов и надвидовых таксонов.

Геоботаническая картография

В создании и развитии современной картографии растительности польская геоботаника имеет славные традиции. В числе первых в мире фитосоциологических карт были карты растительных сообществ Татр, выполненные в 1922—1928 гг. Шафером и сотрудниками. Из всех отраслей геоботанической картографии наибольшие достижения наша страна имеет в составлении карт ныне существующей растительности. До 1973 г. выполнено более 150 карт, охватывающих около 1 млн га. Объектами картографирования являются прежде всего районы, интересные в научно-ботаническом отношении, в первую очередь резерваты природы и национальные парки. Почти для всех польских национальных парков имеются многоцветные карты существующей растительности в масштабах 1 : 10 000—1 : 25 000 (хотя некоторые карты еще не опубликованы). Из 600 природных резерватов примерно в $^1/_3$ проведено фитосоциологическое картографирование, в том числе в наиболее интересных объектах, таких как Белинек над Одрой, Пуща Буковая около Щецина, Скороцице, резерват им. Оркана в Горцах.

Картографирование потенциальной естественной растительности выделено относительно недавно в особый раздел ботанической картографии с точно сформулированными задачами и методами; по существу это карты экологического потенциала природной среды. На них представлены территории с однородными тенденциями развития экосистем; они дают картину потенциального размещения относительно стабильных естественных сообществ, которые в современных условиях абиотической среды могли бы образоваться в данном месте как конечное звено сукцессионных серий. Такие карты не являются картами первичной растительности, так как они учитывают необратимые изменения среды, вызванные деятельностью человека. Карты потенциальной естественной растительности имеют, кроме их теоретико-познавательных достоинств, важное практическое значение для оценки условий среды и ее продуктивных возможностей, а также для прогнозирования изменений, которым подвергнутся существующие экосистемы в случае изменения современного способа их хозяйственного использования. На такого рода карты поступают заявки между прочим от органов регионального планирования и урбанистики. В связи с теоретической и практической важностью карт потенциальной естественной растительности в настоящее время такая карта составляется для всей страны. Это коллективный труд польских геоботаников. Для приобретения практического опыта вначале была проведена картографическая съемка в нескольких районах. Пока напечатаны пробные черно-белые листы в масштабе 1 : 300 000 (Гуровская возвышенность и Орнецкая низменность, Варшавская котловина, средняя часть Силезской низменности и ряд других территорий), а также несколько цветных карт (Faliński, 1971; Wojterski, 1972). В конце 1973 г. закартировано около 30% территории страны. Работы координирует созданная с этой целью лаборатория, руководимая В. Матушкевичем (Варшава). Отдельные листы в масштабе 1 : 300 000 могут быть опубликованы в рабочем порядке в черно-белом исполнении; после завершения всей работы будет издана единая многоцветная версия в масштабе 1 : 500 000. Картография растительности развивается главным образом в Варшавском, Краковском и Познаньском научных центрах (Wojterski, 1969).

Экспериментальные геоботанические исследования

Изучение флористического состава и всесторонние синэкологические исследования позволяют выдвинуть предположения о роли и значении отдельных факторов местообитания в формировании различных растительных сообществ. Необходимо проверять эти гипотезы посредством лабораторных опытов, а также путем экспериментальных исследований на местности. Работы в области экспериментальной, или каузальной, фитосоциологии растений имеют целью выяснение при помощи эксперимента, почему некоторые виды растений растут вместе в одном сообществе, почему они связаны с таким, а не иным типом почвы, и т. п. Из более новых экспериментальных исследований следует упомянуть работы Зажицкого (Zarzycki, 1965, 1968), Домнича и Зажицкого (Domnicz, Zarzycki, 1970), Фобера и Гертыха (Fober, Giertych, 1970). Такого рода исследования ведутся в настоящее время главным образом в Институте ботаники Польской Академии наук в Кракове. В них прежде всего рассматривается роль конкуренции в формировании луговых, лесных и водных растительных ассоциаций. Изучалось также влияние различных видов деревьев на формирование абиотической среды местообитания (песчаные выработки, 40 лет назад облесенные сосной, березой и ольхой черной — Olszowski, 1972). В связи с ростом числа туристов экспериментально изучается влияние вытаптывания на флористический состав и структуру растительных сообществ (Faliński, 1972; Marcz, 1972).

Биоценотические исследования

В польской биоценотической работе «Биоценоз лесов Цешинской возвышенности» (Kozłowska et al., 1936) были учтены цветковые растения, мхи, лишайники, а из животных — пауки.

В настоящее время комплексные исследования целых экосистем ведутся прежде всего в нескольких национальных парках: Беловежском, Пенинском и Словинском. В них участвует много различных специалистов, которые работают на одних и тех же объектах. Основой здесь служит фитоценоз, определяемый высшими растениями.

В качестве примера мы упомянем лишь два труда: один посвящен изучению морфологии и биомассы подземных органов растений в луговых сообществах Ойцовского национального парка (Kotańska, 1970), другой — экологии и продукции живого напочвенного покрова светлой дубравы и груда в двух резерватах на Малопольской возвышенности (Kaźmierczakowa, 1971). Бурное развитие биоценотических исследований в последние годы связано с участием нескольких польских исследовательских групп в Международной биологической программе. В эти работы включились ботаники, зоологи, микробиологи, климатологи и почвоведы. Исследуются и естественные экосистемы, и полуискусственные: леса, луга и поля. Особого внимания заслуживают результаты работ Краковского научного центра, проведенных в лесных и луговых экосистемах Ойцовского национального парка и Неполомицкой Пущи (Medwecka-Kornaś, 1967) и работ Варшавского центра в лугах долины Вислы в районе Варшавы (Breymeyer, ed., 1971), в полевых экосистемах, комплексно исследованных на территории Великой Польши (Ryszkowski, red., 1972).

Следует также упомянуть о коллективных геоботанических исследованиях (с особым учетом экологии и микробиологии почвы), проводимых в лесных резерватах Опольского воеводства сотрудниками Вроцлавского научного центра (см. Ann. Univ. Wratisl., Pr. bot. 4, 1964; 7, 1966; 9, 1968; 11, 1970).

В результате кропотливых исследований на стационарных участках, проводимых в течение ряда лет, довольно точно определена нетто-продукция в нескольких лесных, луговых и болотных ассоциациях, а также вычерчена модель потока энергии через экосистему леса (Medwecka-Kornaś et al., 1973, и др.).

Заключительные замечания

В свете приведенных данных можно констатировать, что состояние польской геоботаники является довольно хорошим. а ее главные направления соответствуют тенденциям развития мировой науки.

Флористические исследования за последний период усилились на территориях, ранее слабее изученных и подвергающихся резким изменениям среды. Много внимания посвящается теперь низшим растениям (водорослям, грибам и лишайникам), находящимся под особенно сильной угрозой и исчезающим в промышленных и урбанизированных районах. Эти исследования дают ряд важных сведений, необходимых для проведения средоохранительных мероприятий (биоиндикация). Исследования по синантропизации растительного покрова вышли из стадии регистрационных работ; они стали проблемными, их цель — выяснение механизмов, обусловливающих проникновение адвентивных видов в растительные сообщества. Начато составление региональных атласов распространения споровых и цветковых растений, а также атласов ареалов. охватывающих всю страну. Значительно продвинулись работы по составлению карты потенциальной растительности Польши. Проведенные фитосоциологические (синэкологические) исследования дали ясную картину дифференциации растительных сообществ Польши на географическом и экологическом фоне. До настоящего времени большинство фитосоциологических исследований было сосредоточено на изучении флористического состава и структуры фитоценозов. Теперь главное внимание уделяется проблеме функционирования фитоценозов, целым экосистемам и пространственно-объединенным группам экосистем, составляющим единое целое в пределах одного ландшафта. В настоящее время проводится много стационарных исследований различных растительных ассоциаций на соответствующих эталонных участках. Фитоценозы, выделенные на флористической основе, становятся базой многоотраслевых исследований луговых, полевых и лесных экосистем. Целью этих исследований является изучение процессов обмена вещества и энергии с особенным учетом изменений, происходящих под влиянием сильной химизации и интенсивной или упрощенной культуры, для разработки основ оптимального формирования полевой экосистемы, установления законов, определяющих продуктивность травянистых и лесных экосистем. Сделаны также попытки моделирования растительных ассоциаций; начаты исследования по системному анализу с применением вычислительных машин для конструирования математических моделей продуктивности и моделей экологических процессов регуляции в горных лесных экосистемах.

Все больший интерес вызывают исследования по экспериментальной фитосоциологии (луговые и лесные ассоциации — Zarzycki, 1968; водные ассоциации — Wołek, 1974).

В последние годы наблюдается усиление интереса к экологии отдельных видов растений и целых популяций. В качестве примера можно упомянуть обширные монографии о древесных породах, опубликованные под редакцией С. Бялобока: *Pinus sylvestris*, *P. cembra*, *Populus*; готовится том, посвященный *Picea abies*. Ведутся исследования галофитов (Wilkoń-Michalska. Торунь), популяций видов однолетних (*Spergula vernalis* — Symonides, Варшава), а в Институте ботаники Польской Академии наук в полевых и экспериментальных условиях изучаются механизмы регуляции численности мужских и женских особей в популяциях двудомных растений (*Rumex acetosa*, *R. thyrsiflorus* — Zarzycki, Rychlewski, 1972).

В подготовке этого обзора большую помощь мне оказали Т. Казмерган, который перевел статью на русский язык, и Ю. Гузик. Сердечно благодарю их за это. Выражаю благодарность Д. В. Лебедеву за критический просмотр рукописи и его замечания по тексту.

ЛИТЕРАТУРА[2]

Горчаковский П. Л., Н. В. Пешкова. (1975). Проблема естественного растительного покрова и ее освещение в работах польских ботаников. Бот. ж., 60, 1. — Лукичева А. Н., В. Б. Сочава. (1964). Европа. Растительность. В кн.: Физико-географический атлас мира. — Палчиньски А. (1969). Очерк фитоценологии торфяных болот Польши и генетическая классификация торфов, основанная на эколого-фитоценологическом принципе. Бот. ж., 54, 12. — Adamczyk B. (1963). Studia gleboznawczo-fitosocjologiczne w Dolinie Małej Łąki w Tatrach. Acta agr. silv., ser. silv., 2 (1962). — Białobrzeska M. et al. (1970). Zmienność liści i owoców drzew i krzewów w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. Monogr. bot., 32. — Bohr R. (1962). Socjologiczne badania peryfitonu roślinnego w jeziorze Mamry. Stud. Soc. sc. tor., sect. D, 6, 1. — Breymeyer A. (ed.) (1971). Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. Proc. Polish Symposium of IBP, Section PT, Working Group on Grasslands and Fields, Dziekanów, 1969.

---

[2] Наиболее обширную библиографию польских работ по географии растений содержит «Растительный покров Польши» (1972). Здесь можно найти большинство названий работ, упомянутых в настоящей статье. В списке литературы представлены лишь самые важные работы, прежде всего библиографические, некоторые атласы и публикации, в которых цитируется литература. Большинство работ написано на польском языке с английским, иногда с русским, французским или немецким резюме.

Ekol. pol., 19, 7—19. — Bujakiewicz A. (1970). Udział grzybów wyższych w lasach łęgowych i olesach Puszczy Bukowej pod Szczecinem. Bad. fizjogr. nad Pol. zach., ser. B, 23. — Cieśliński F., M. Filipek. (1958). Flora i zespoły roślinne leśno-stepowego rezerwatu w Bielinku nad Odrą. Bad. fizjogr. nad Pol. zach., 5. — Ceynowa M. (1968). Zbiorowiska roślinności kserotermicznej nad dolną Wisłą. Stud. Soc. sc. tor., sect. D, 8, 4. — Czubiński Z. (1950). Zagadnienia geobotaniczne Pomorza. Bad. fizjogr. nad Pol. zach., 2, 4. — Czyż A. et al. (1968). Wpływ przemysłowych zanieczyszczeń powietrza na glebę i lasy w wybranym rejonie województwa katowickiego. Ochr. przyr., 33. — Denisiuk Z. (1967). Roślinność łąk turzycowych w dolinie Warty. (Klasa Phragmitetea). Pr. Komis. biol. PTPN, 32, 2. — Dominik T. (1951). Badanie mykotrofizmu roślinności wydm nadmorskich i śródlądowych. Acta Soc. bot. pol., 21, 1/2. — Dominik T. (1961). Bibliographie über Pflanzengesellschaften und Mykorrhizen. Excerpta bot., Sect. B, 3, 4. — Domnicz A., K. Zarzycki. (1970). Exchange of radioactive phosphorus between specimens of *Solanum lycopersicum* L. in water and soil cultures. Bull. Acad. pol. sc., cl. 2, 18, 5. — Fabijanowski J., K. Zarzycki. (1961). Wpływ obniżenia poziomu wód gruntowych na roślinność w związku z budową odkrywkowej kopalni siarki w Piasecznie. Ekol. pol., ser. B, 7, 3. — Fabijanowski J., K. Zarzycki. (1967). Wody gruntowe w zbiorowiskach leśnych Nadleśnictwa Bliżyn (Góry Świętokrzyskie). Acta agr. silv., ser. silv., 7. — Fabiszewski J. (1967). Associations de lichens arboricoles dans les forêts des Sudetes Orientales. Vegetatio, 15, 2. — Fabiszewski J. (1968). Porosty Śnieżnika Kłodzkiego i Gór Bialskich. Monogr. bot., 26. — Falińska K. (1973). Dynamika sezonowa runa zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. Phytocoenosis, 2, 1. — Faliński J. B. (1960). Zastosowanie taksonomii wrocławskiej do fitosocjologii. Acta Soc. bot. pol., 29, 3. — Faliński J. B. (1966). Antropogeniczna roślinność Puszczy Białowieskiej jako wynik synantropizacji naturalnego kompleksu leśnego. Rozpr. UW, 13. — Faliński J. B. (1971). Methodical basis for map of potential natural vegetation of Poland. Acta Soc. bot. Pol., 40, 1. — Faliński J. B. (1972). Podstawy i formy eksploracji naukowej Białowieskiego Parku Narodowego. Ochr. przyr., 37. — Fijałkowski D., K. Izdebski. (1959). Zbiorowiska stepowe na Wyżynie Lubelskiej. Ann. UMCS, sect. B, 12 (1957). — Fober H., M. Giertych. (1970). The uptake of ^{32}P by spruce seedlings (*Picea abies* (L.) Karst.) growing in competition with grass. Acta Soc. bot. pol., 39, 1. — Głazek T. (1968). Roślinność kserotermiczna Wyżyny Sandomierskiej i Przedgórza Iłżeckiego. Monogr. bot., 25. — Greszta J., S. Morawski. (1972). Rekultywacja nieużytków poprzemysłowych. — Grodzińska K. (1971). Acidification of tree bark as a measure of air pollution in Southern Poland. Bull. Acad. pol sc., sér. sc. biol., Cl. 2, 19, 3. — Grynia M. (1962). Łąki trzęślicowe Wielkopolski. Pr. Komis. nauk rol. leś. PTPN, 13, 2. — Grynia M. (1968). Porównawcza analiza geobotaniczna łąk trzęślicowych występujących w różnych regionach Polski. Pr. Komis. nauk rol. leś. PTPN, 26. — Gumińska B. (1962). Mikoflora lasów bukowych Rabsztyna i Maciejowej. (Studium florystyczno-ekologiczne). Monogr. bot., 13. — Jankowska K. (1967). Sezonowe zmiany roślinności i produkcja pierwotna netto w płacie łąki Arrhenatheretum elatioris. Stud. natur., ser. A, 1. — Jasiewicz A. (1966). Rośliny naczyniowe Bieszczadów Zachodnich. Monogr. bot., 20 (1965). — Jasiewicz A. (1973). Progress in the study of the Polish Flora during the period of 1962—1971. Fragm. flor. geobot., 19, 4. — Jasnowski M. (1962). Budowa in roślinność torfowisk Pomorza Szczecińskiego. Szczec. TN, wydz. nauk przyr.-rol., 10. — Jasnowski M., J. Jasnowska, S. Markowski. (1968). Ginące torfowiska wysokie i przejściowe w pasie nadbałtyckim Polski. Ochr. przyr., 33. — Jentys-Szaferowa J. (1971). Przegląd badań nad zmiennością roślin wykonanych w Polsce w ostatnim 25-leciu. Wiad. bot., 15, 2. — Jentys-Szaferowa J. et al. (1974). Drugie 10 lat badań nad brzozą ojcowską. Fragm. flor. geobot., 20, 2. — Kaźmierczakowa R. (1971). Ekologia i produkcja runa świetlistej dąbrowy i grądu w rezerwatach Kwiatówka i Lipny Dół na Wyżynie Małopolskiej. Stud. natur., Ser. A, 5. — Kępczyński K. (1965). Szata roślinna Wysoczyzny Dobrzyńskiej. — Kornaś J. (1955). Charakterystyka geobotaniczna Gorców. Monogr. bot., 3. — Kornaś. J. (1968). Geograficzno-historyczna klasyfikacja roślin synantropijnych. Mater. Zakł. fitosoc. stos. UW, 25. — Kornaś J. (1971). Geografia roślin w Polsce. Stan badań i postulaty ich przyszłego rozwoju. Wiad. bot., 15, 3. — Kornaś J. (1972a). Wpływ człowieka i jego gospodarki na szatę roślinną Polski. Flora synantropijna. In: Szata roślinna Polski, 1. — Kornaś J. (1972b). Rozmieszczenie i ekologia rozsiewania się chwastów w zespołach polnych w Gorcach. Acta agrobot., 25, 1. — Kornaś J., A. Medwecka-Kornaś. (1950). Associations végétales sous-marines dans le Golfe de Gdańsk (Baltique Polonaise). Vegetatio, 2 (1949). — Kornaś J., E. Pancer, B. Brzyski. (1960). Studies on sea-bottom vegetation in the Bay of Gdańsk of Rewa. Fragm. flor. geobot., 6, 1. — Kotańska M. (1970). Morfologia i biomassa podziemnych organów roślin w zbiorowiskach łąkowych Ojcowskiego Parku Narodowego. Stud. natur., ser. A, 4. — Kozłowska A. et al. (1936). Biocenoza lasów Pogórza Cieszyńskiego. Wydaw. śląs., Pr. biol., 1. — Krotoska T. (1961). Obserwacje fenologiczne w Querceto-Carpinetum medioeuropaeum Tx. 1936 i w Querceto-Potentilletum albae Libbert 1933 w Wielkopolskim Parku Narodowym. Pr. monogr. nad przyr. Wielkop. parku nar., 3, 6. — Kućmierz J. (1973). Grzyby pasożytnicze w zbiorowiskach roślinnych Ojcowskiego Parku Narodowego. Ochr. przyr., 38. — Kwiatkowska A. J. (1972). Analiza homogeniczności runa fitocenozy przy zastosowaniu nieparametrycznego testu serii. Phytocoenosis, 1, 1. — Lisiewska M. (1966). Udział grzybów wyższych w grądach Wielkopolski. Acta mycol., 1. — Lisiewska M. (1974). Macromycetes of beech forests within the eastern part of the *Fagus* area in Europe. Acta mycol., 10, 1. — Marsz A. (1972). Metoda obliczania pojemności rekreacyjnej ośrodków wypoczynkowych na Niżu. Pr. Komis. geogr.-geol. PTPN, 12, 3. — Matuszkiewicz J. (1972). Analiza zmienności przestrzennej runa w strefie kontaktowej dwu fitocenoz. Phytocoenosis, 1, 1. — Matuszkiewicz W. (1952). Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego. Ann. UMCS, sect. C, suppl. 6. — Matuszkiewicz W. (1967). Przegląd systematyczny zbiorowisk roślinnych Polski. In: Scamoni A. Wstęp do fitosocjologii praktycznej. — Matuszkiewicz W. (1973). Ekologia roślin w Polsce w latach 1945—1970. Stud. mater. dziej. nauki, ser. B, 24. — Matuszkiewicz W., A. Matuszkiewicz. (1973). Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 1. Lasy bukowe. Phytocoenosis, 2, 2. — Matuszkiewicz W.,. M. Polakowska. (1955). Materiały do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce. Acta Soc. bot. pol., 24, 2. — Medwecka-Kornaś A. (1952). Zespoły leśne Jury Krakowskiej. Ochr. przyr., 20. — Medwecka-Kornaś A. (1959). Roślinność rezerwatu stepowego «Skorocice» koło Buska. Ochr. przyr., 26. — Medwecka-Kornaś A. (red.) (1967). Studia ekosystemów lasu bukowego i łąki w Ojcowskim Parku Narodowym. Stud. natur., ser. A, 1.— Medwecka-Kornaś A. (1972). Zespoły leśne i zaroślowe. In: Szata roślinna Polski. 1. — Medwecka-Kornaś A., A. Łomnicki, E. Bandoła-Ciołczyk. (1973). Energy flow in the deciduous woodland ecosystem, Ispina project, Poland. Modeling Forest Ecosystems IBP PT. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge, Tenn. — Michalik S. (1974). Antropogeniczne przemiany szaty roślinnej Ojcowskiego Parku Narodowego od początków XIX wieku do 1960 roku. Ochr. przyr., 39. — Mowszowicz J. (1971). Z historii badań krajowych nad roślinami wodnymi. (Wybrane zagadnienia). Stud. mater. dziej. nauki, ser. B, 21. — Nowak J. (1960). Naskalne zespoły porostów Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej. Fragm. flor. geobot., 6, 3. — Nowak J. (1972). Problemy rozmieszczenia porostów (*Lichenes*) w polskich Beskidach Zachodnich (podokręg śląsko-babiogórski). Fragm. flor. geobot., 18, 1. — Nowiński M. (1967). Polskie zbiorowiska trawiaste i turzycowe. Szkic fitosocjologiczny. — Olaczek R. (1972). Formy antropogenicznej degeneracji leśnych zbiorowisk roślinnych w krajobrazie rolniczym Polski niżowej. — Olszowski J. (1972). Influence of forest stands on the soil habitat of sands. Ekol. pol., ser. A, 20, 29. — Oświt J. (1973). Warunki rozwoju torfowisk w dolinie dolnej Biebrzy na tle stosunków wodnych. Rocz. nauk rol., ser. D, 143. — Pałczyński A. (1974). Bagna Jaćwieskie (pradolina Biebrzy). Zagadnienia geobotaniczne, paleofitosocjologiczne i gospodarcze. Rocz. nauk rol., ser. D, 145. — Pawłowski B. (1948). Ogólna charakterystyka Gór Czywczyńskich. Rozpr. Wydz.. mat.-przyr. PAU, 72, 6, dział B (1946). — Pawłowski B. (1963). La floristique et la systématique des plantes vasculaires en Pologne au cours de la période de 1945 à 1960. Webbia, 18. — Pawłowski B. (1966). Observationes ad *Thymus polonicus* et nonnulos ucrainicos pertinentes. Fragm. flor. geobot., 12, 4. — Pawłowski B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. Vegetatio, 21, 4/6. — Pawłowski B. (1971). Stan obecny systematyki roślin naczyniowych w Polsce na tle jej rozwoju w ubiegłym 25-leciu. Wiad. bot., 15, 3. — Pawłowski B. (1972). Skład i budowa zbiorowisk roślinnych oraz metody ich badania. In: Szata roślinna Polski, 1. — Pawłowski B., J. Walas. (1949). Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czywczyn. Bull. Acad. pol. sc,, cl. mat. natur., sér. B (1). — Piękoś H. (1968). Rozmieszczenie róslin regla dolnego i górnego na Sarniej Skale, Krokwi i Łysankach w Tatrach. Fragm. flor. geobot.. 14, 3. — Piotrowska H. (1966). Stosunki geobotaniczne wysp Wolina i południowo-wschodniego Uznamu. Monogr. bot., 22. — Piotrowska H. (1974). Nadmorskie zespoły solniskowe w Polsce i problemy ich ochrony. Ochr. przyr., 39. — Pogań E. (1972). Kariologia flory polskiej. In: Szata roślinna Polski, 1. — Polakowski B. (1962). Ochrona ginących gatunków roślin torfowiskowych na Pomorzu Wschodnim. Ochr. przyr., 28. — Polakowski B. (1963). Stosunki geobotaniczne Pomorza Wschodniego. Zesz. nauk. WSR Olszt., 15, 1. — Prusinkiewicz Z., A. Kowalkowski. (1964). Studia gleboznawcze w Białowieskim Parku Narodowym. Rocz. gleb., 15, 2. — Rydzak J. (1969). Lichens as indicators of the ecological conditions of the habitat. Ann. UMCS, sect. C,, 23 (1968). — Ryszkowski L. (red.) (1972). Ekologiczne efekty intensywnej uprawy roli. 1. (Zbiór opracowań I i II etapu badań). Zesz. nauk. Inst. ekol. PAN, 5. — Skalińska M., E. Pogań. (1973). A list of chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta biol. crac., ser. bot., 16, 2. — Sokołowski A. W., A. Kawecka. (1968). Skutki oddziaływania przemysłowych zanieczyszczeń powietrza na roślinność leśną nadleśnictwa Puławy. Pr. Inst. bad. leś., 433. — Środoń A. (1948). Górna granica lasu na Czarnohorze i w Górach Czywczyńskich. Rozpr. Wydz. mat.-przyr. PAU, 72, 7, dział B (1946). — Środoń A. (1972). Roślinność Polski w czwartorzędzie. In: Szata roślinna Polski, 1. — Staszkiewicz J. (1974). Zmienność *Potentilla erecta* (L.) Räusch w niektórych zbiorowiskach łąkowych Pienińskiego Parku Narodowego. Fragm. flor. geobot., 20, 1. — Sychowa M. (1959). Fenologia kwitnienia i owocowania zespołów upraw polnych w Kostrzu koło Krakowa. Fragm. flor. geobot., 5, 2. — Symonides E. (1975). Ekologia *Spergula vernalis* w Polsce. Ekol. pol., ser. A (в печати). — Szafer W. (1972). Podstawy geobotanicznego podziału Polski. In: Szata roślinna Polski, 1. — Szafer W., K. Zar-

zycki. (red.) (1972). Szata roślinna Polski, 1—2. — Szweykowski J. (1958). Prodromus Florae Hepaticarum Poloniae. Pr. Komis. biol. PTPN, 19 (Plant. crypt.). — Tobolewski Z. (1961). Associations of saxicolous lichens in the Góry Stołowe Mts. Bull. Soc. amis sc. pozn., sér. D, 2. — Tobolewski Z. (1965). Wykaz porostów dotychczas stwierdzonych w Polsce (wraz z bibliografią lichenologiczną). Pr. Komis. biol. PTPN, 24, 3. — Trzcińska-Tacik H. (1963). Badania nad zasięgami roślin synantropijnych. 2. *Rumex confertus* Willd. w Polsce. Fragm. flor. geobot., 9, 1. — Trzcińska-Tacik H. (1966). Flora i roślinność zwałów Krakowskich Zakładów Sodowych. Fragm. for. geobot., 12, 3. — Wasylik K. (1971). Zbiorowiska glonów Czarnego Dunajca i niektórych jego dopływów. Fragm. flor. geobot., 17, 2. — Wilkoń-Michalska J. (1963). Halofity Kujaw. Stud. Soc. sc. tor., sect. D, 7, 1. — Wojewoda W. (1960). Obserwacje mykologiczne w płatach Fagetum carpaticum i Pineto-Vaccinietum myrtilli w okolicy Rabsztyna. Fragm. flor. geobot., 6, 4. — Wojterski T. (1969). Die neuesten polnischen Vegetationskarten. Acta bot. croat., 28. — Wojterski T. (1972). Próba podziału geobotanicznego w oparciu o mapę potencjalnej roślinności naturalnej. Wiad. bot., 16, 4. — Wolak J. (1969). Industrioklimaks, nowe pojęcie w teorii sukcesji. Ekol. pol., ser. B, 15, 1. — Wołek J. (1974). A preliminary investigation on interactions (competition, allelopathy) between some species of *Lemna*, *Spirodela* and *Wolffia*. Ber. Geobot. Inst. ETH Stift. Rübel, 42. — Zarzycki K. (1958). Ważniejsze zespoły łąkowe doliny górnej Wisy a poziomy wód gruntowych. Acta Soc. bot. pol., 27, 3. — Zarzycki K. (1965). Obecny stan badań nad konkurencją (współzawodnictwem) roślin wyższych, 1—2. Ekol. pol., ser. B, 11. — Zarzycki K. (1968). Eksperymentalne badania zdolności konkurencyjnej roślin leśnych. Acta Soc. bot. pol., 37, 3. — Zarzycki K., J. Rychlewski. (1972). Sex ratios in Polish natural populations and in seedling samples of *Rumex acetosa* L. and *R. thyrsiflorus* Fing. Acta biol. crac., ser. bot., 15. — Zurzycki J. (1950). Badania nad nadrzewnymi porostami Krakowa i okolicy. Mater. do fizjogr. kraju, 24. — Żukowski W. (1969). Studia systematyczne i geograficzne nad podrodziną *Cyperoideae* w Polsce. Pr. Komis. biol. PTPN, 33, 3.

Институт ботаники
Польской Академии наук,
г. Краков.

Получено 4 II 1976.

УДК 537.533.35 : 576.3/.4 : 58

Е. Б. Матиенко, В. Ф. Машанский, Б. Т. Матиенко

КОНЦЕНТРИЧЕСКИЕ МЕМБРАННЫЕ СТРУКТУРЫ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА

E. B. MATIENKO, V. F. MASHANSKY, B. T. MATIENKO. CONCENTRIC MEMBRANEOUS STRUCTURES OF PLANT CELLS. SPATIAL ORGANIZATION AND MORPHOLOGICAL NATURE

Концентрические мембранные структуры обнаружены во всех органеллах растительных клеток. Они очень полиморфны и гетерогенны. Исходя из данных литературы и собственных наблюдений, авторы считают причиной возникновения концентрических структур гипоксию. Высказывается предположение, что концентрические мембранные тела — это структуры, возникающие в связи с адаптацией клетки к неблагоприятным условиям.

В настоящей статье обсуждаются данные литературы и наши материалы о пространственной конфигурации, путях образования, морфологической природе и функциональном значении концентрических мембранных структур.

За последние 15—20 лет исследований субмикроскопической организации клеток растений тела, состоящие из концентрически расположенных мембран, обнаружены почти во всех органеллах: в эндоплазматической сети (Menke, 1959; Dexheimer, 1966; Rodkiewicz, Mikulska, 1967; Echlin, 1968; Honda, Matsui, 1968; Bowes, 1969; Zandonella, 1970; Андреева, Гринева, 1970; Dengg, 1971), в пластидах (Grilli, 1965; Матиенко Б., Машанский, 1966; Sun, 1966; Mangenot G., S. Mangenot, 1966; Walne,

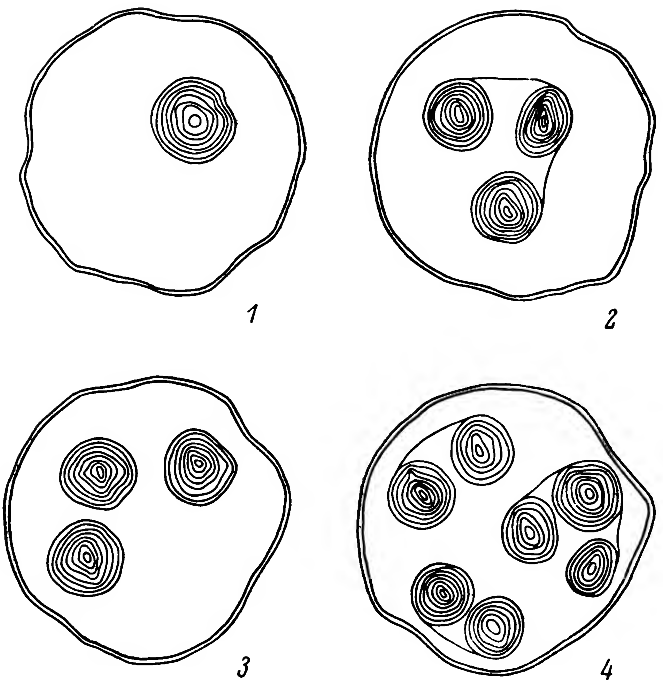


Схема классификации концентрических мембранных структур.

1 — одномерно-моноцентрические, 2 — одномерно-полицентрические, 3 — многомерно-моноцентрические, 4 — многомерно-полицентрические.

1967; Dawes, Rhamstine, 1967; Peveling, 1968; Sprey, 1968; Mollenhauer, Kogut, 1968; Frey-Wyssling, 1969; Матиенко Б., 1969; Diers, Schötz, 1969; Spurr, 1969; Ben-Shaul, Ophir, 1969; Балаур, 1969; Ljubešic, 1970; Ланг и др., 1971; Marčenko, 1973; Недуха, 1973), в диктиосомах (Maruyama, 1966; Deysson, Benbadis, 1968; Wrischer, 1973), в митохондиях и мезосомах (Landre, 1969; Highton, 1970; Lenk, Penman, 1971; Rubio-Huertos, Garsia-Hidalgo, 1971; Tu, Colotelo, 1973). Встречаются системы мембран концентрического типа в вакуолях (Eymé, 1967; Pickett-Heaps, 1968; Smith, Marchant, 1968; Hébant, 1969; Васильев, 1970; Fineran, 1971). В ядрах они были найдены главным образом в животных клетках (Nickerson, 1973; Douglas et al., 1973, и др.).

Мембраны ломасом и плазмалеммасом частично или полностью состоят из концентрических структур (Scannerini, 1967; Данилова и др., 1968; Чухрий, 1971; Marchant, Moore, 1973). Следовательно, к образованию вышеназванных структур способны мембраны почти всех органелл клетки.

Рассмотрим некоторые морфологические аспекты этих структур. Число концентрических структур варьирует в пределах клеток и даже в составе одной органеллы, в связи с чем они делятся нами на одномерные и многомерные. Каждое образование имеет один или более центров, вокруг которого закручиваются мембраны. В связи с этим мы различаем моноцентрические и полицентрические образования.

Если объединить число образований и количество центров, то можно предложить и более сложную классификацию. А именно: одномерно-моноцентрические, одномерно-полицентрические, многомерно-моноцентрические, многомерно-полицентрические и др. (см. рисунок). По-видимому, часть игольчатых и таблитчатых каротиноидопластов в клетках мякоти арбуза и томата (Rosso, 1968; Матиенко Б., 1969; Матиенко, Чебану, 1973), а также в клетках корнеплода моркови (Kuhn, 1970; Недуха, 1973) представляет собой пример органоидов с одномерно-моноцентрическими образованиями, так как тилакоиды, образующие мультиламеллярную толщу пластиды, одеты друг в друга по типу «мешок в мешке». В каротиноидопластах клеток лепестков гнездовки (Mangenot G., S. Mangenot 1966) индивидуальные моноцентрические тельца не связаны друг с другом. Их следует отнести к многомерно-моноцентрическому типу.

Расположение мембран на срезах в пределах этих фигур может быть четко концентрическим (Diers, Schötz, 1969; Матиенко Б., 1969), эксцентричным (Grilli, 1965) или спиральным (Mangenot G., S. Mangenot, 1966). Во многих других случаях наблюдается извилистость концентрических мембран (Rosso, 1968; Mollenhauer, Kogut, 1968) с разной периодичностью и крутизной изгиба, различным направлением заворачивания. Мембраны могут располагаться параллельно одна другой (Lichtenthaler, 1970; Marčenko, 1973), местами могут разобщаться с образованием вздутий через определенные промежутки (Матиенко Б., 1969; Ljubešic, 1970). Общей особенностью мембран является способность виться двусторонне вовнутрь или кнаружи (Grilli, 1965). По степени сближенности мембран концентрические тела могут быть плотно упакованными и рыхло сложенными. Такая упаковка, по-видимому, обусловлена как механизмом образования фигур, так и влиянием соседних структур.

Особенно подвержены воздействию соседних органелл или включений концентрические структуры, размещенные в цитоплазме и вакуолях, и несколько меньше — в пластидах и митохондриях. Пластоглобулы, или пиреноиды, могут заметно сдвинуть пучок мембран в пластидах (Матиенко Б., 1970; Marčenko, 1973), а наличие близлежащей пластиды может изменить положение тела плазмалеммасом.

По-видимому, существенное влияние на конфигурацию мембран концентрических структур оказывает способ препарирования (Heath, Greenwood, 1970). Так, в работе Россо (Rosso, 1968) показано, что при перманганатной фиксации мембраны пластид томатов следуют прямолинейно, а при фиксации четырехокисью осмия они сильно извилисты, хотя сохраняют общую конфигурацию пучка. Примерно такие же картины описаны и в вакуолях (Fineran, 1971).

Знание морфологии мембран концентрических структур прежде всего важно для понимания морфогенеза органелл. Изучение конфигурации мембран может быть полезным, например в определении предшественников каротиноидопластов.

Другими особенностями морфологии концентрических тел являются парность мембран и их замкнутость. Это позволяет заключить, что мембраны данных тел характеризуются не просто послойным расположением, а представляют собой один видоизмененный тилакоид или систему тилакоидов — у пластид, одну кристу или систему крист — у митохондрий, одну цистерну или систему цистерн в случаях миелинизации мембран эндоплазматической сети и аппарата Гольджи. Этим подтверждается морфологически тилакоидная, кристная или цистериальная природа мембран, составляющих концентрические или спирально расположенные мультиламеллярные комплексы. Если удастся показать для пластид и митохондрий с концентрическими телами их принадлежность к сопрягающим мембранам (Ленинджер, 1966), то сродство с тилакоидами или кристами будет подтверждено дополнительно. Обратимся к примерам. Парность и замкнутость мембран эндоплазматической сети обнаруживаются в цитоплазме лепестков *Tulipa gesneriana* (Lichtenthaler, 1970), в зародышевом мешке лилии (Rodkiewicz, Mikulska, 1967), в цитоплазме плодов дыни, тыквы и арбуза (Матиенко Б., 1969; Ljubešic, 1970; Коломейченко, 1973), находящихся на хранении. В пластидах плодов апельсина (Thomson, 1966), перца (Spurr, Harris, 1968) и томата (Rosso, 1968), в пластидах листьев *Coleus blumei* (Gruber et al., 1972) и во многих других объектах, в том числе в эвглене (Marčenko, 1973), мембраны располагаются также по две рядом. У пластид лепестков гнездовки особенно четко видны замкнутость на конце спирального тилакоида и периодичность завитков (Mangenot G., S. Mangenot, 1966). Во многих пластидах имеется различие в электронной плотности интратилакоидного и межтилакоидного пространств, что также указывает на тилакоидную организацию парных мембран. Цистериальную природу концентрических структур диктиосом (Wrischer, 1973) легче обнаружить. В плазмалеммасомах и ломасомах (Marchant, Moore, 1973) также проявляется парность мембран. Однако здесь нет полной замкнутости, как это характерно для тилакоидов пластид, цистерн эндоплазматического ретикулума и диктиосом.

Порой очень трудно отличить в цитоплазме концентрические структуры, состоящие из мембран плазмалеммасом, от тех, которые образованы из элементов эндоплазматического ретикулума. Совершенно невозможно провести такую границу, если в образовании этих структур участвуют мембраны гладкого эндоплазматического ретикулума. Проще идентифицировать концентрически расположенные мембраны гранулярной эндоплазматической сети, которым сопутствуют рибосомы (Грабовская, 1970). Гранулярный эндоплазматический ретикулум, встречающийся в концентрических телах, как правило, относится к его разновидности с более разреженным расположением рибосом на внешней стороне их мембран. Это показывает, что в составе концентрических структур имеется функционально менее активный тип гранулярного эндоплазматического ретикулума. У этих образований число слоев и плотность кладки мембран незначительны, а между круговыми цистернами имеются гиалоплазма и свободные рибосомы. Мембраны агранулярной эндоплазматической сети чаще являются компонентами концентрических структур, но с большим числом ламеллярных слоев. В связи с этим интересно отметить, что для микротелец характерна связь именно с мембранами гладкой эндоплазматической сети или гладких концов гранулярного эндоплазматического ретикулума (Грубан, Рехцигл, 1972).

Анализ концентрических тел, локализованных в цитоплазме и в вакуолях, показал, что есть структуры с еще более неоднородным составом по происхождению мембран, чем у плазмалеммасом и эндоплазматической сети. В образовании одной фигуры могут участвовать мембраны более двух органелл. В клетках субэпидермы плодов дыни и тыквы нами было обнаружено внедрение в интравакуолярную мультиламеллярную структуру мембран плазмалеммы, эндоплазматической сети и тонопласта. Таким образом, по мембранному составу в зависимости от происхождения мембран из той или иной органеллы концентрические тела могут быть гомогенными и гетерогенными.

Выясняя происхождение мембран концентрических структур цитоплазмы, характер их расположения и другие особенности, мы подошли к вопросу о путях образования этих структур в пластидах и митохондриях. В пластидах они могут возникать из бывших ламелл стромы, тилакоидов гран (иногда магногран — Walles, 1963; Матиенко Б., 1970) и, возможно, из внутренней мембраны оболочки после ее инвагинации. Все эти три случая наблюдались у пластид промежуточной организации из клеток субэпидермы плода дыни (Матиенко Б., 1971). В. Н. Коломейченко (1973) описала случай продолжения двух крайних тилакоидов одной граны в концентрическую фигуру. Имеется целый ряд примеров, более конкретно иллюстрирующих вышеназванные пути образования этих структур (Walles, 1963).

В митохондриях концентрические или мультиламеллярные структуры представляют собой чаще видоизмененные кристы (Маслова и др., 1973; Кроленко, Рижамадзе, 1974), а иногда мембраны оболочки митохондрий при образовании выступов в сторону цитоплазмы.

Описанные выше особенности и закономерности морфологии концентрических структур могут быть первичными или вторичными, т. е. обычно характерными для клеток, или же они возникают подобно псевдоорганеллам в результате вторичной сборки. Происходит ли это при жизни клеток и тканей или в постмортальный период, в результате фиксации, когда глутаровый альдегид собирает фосфолипиды в концентрические структуры, а осмий их закрепляет, в настоящее время трудно установить (Васильев, 1972). Еще не решен до конца вопрос о реальности их существования; ряд авторов утверждают, что это артефакты. Другие исследователи указывают, что результаты зависят не только от природы фиксатора, но и от состояния клетки в момент фиксации (Кузнецов, Мосевич, 1974). Мнения исследователей можно подразделить на три группы: 1) концентрические структуры, видимые в электронный микроскоп, — реальные структуры; 2) концентрические образования — всего лишь артефакты; 3) концентрические структуры реальны, но они сильно видоизменены по сравнению с их нативным состоянием. Мнение о том, что концентрические структуры существуют в клетках, подтверждается их сохранением при различных способах химической фиксации с применением растворов четырехокиси осмия и перманганата (Rosso, 1968; Heath, Greenwood, 1970). Применение техники замораживания-травления позволило выявить у хромопластов нарцисса мембраны тилакоидов, «вставленных» друг в друга (Kuhn, 1970), что принципиально сходно с концентрическими мембранами, идентифицированными у того же растения при химической фиксации (Mollenhauer, Kogut, 1968). Выявляемые при обычной фиксации мезосомы бактерий обнаруживаются почти в том же виде и после замораживания-травления (Remsen, 1969). Правомочность этого утверждения может быть подкреплена и данными о плазмалеммасомах и ломасомах, которые обнаружены у одних и тех же грибов при всех способах фиксации и при замораживании-травлении (Heath, Greenwood, 1970; Marchant, Moore, 1973). При этом конфигурация мембран несколько меняется, но без принципиальных сдвигов в ее организации. Выше, на примере каротиноидопластов плодов томатов уже отмечалось (Rosso, 1968; Harris, Spurr, 1969), что концентрические тилакоиды видны при двух способах фиксации: при обработке только перманганатом они прямые, а после осмиевой фиксации мембраны извилистые. При различных способах фиксации концентрические тела найдены и другими исследователями (Amelunxen, Arbeiter, 1967).

Бауэс (Bowes, 1969), который придерживается мнения о реальном существовании миелиноподобных структур, находил их в клетках верхушек стеблей *Glehoma hederacea* только после комбинированной фиксации в глутаральдегиде и четырехокиси осмия, но не обнаруживал их после фиксации перманганатом калия. По его мнению, миелиноподобные тела вакуолей образуются из мембранного материала, освобождающегося в результате деградации цитоплазмы, т. е. они имеют вторичную природу. Среди 5 типов содержимого вторичных лизосом А. Е. Васильев (1972) приводит и тип сферических клубков (сферулитов), состоящих из концентрически строго параллельно друг другу расположенных мембранных систем, похожих на мембраны миелиновой оболочки нервных клеток. Наиболее обычная форма вторичной лизосомы — так называемая цитосома с различным количеством гомогенной черной аморфной массы прозрачных участков и клубков миелиноподобных мембран, погруженных в аморфный матрикс средней плотности.

Фигие (Figier, 1969) рассматривает «миелиновые образования» как способ элиминации деградированных органелл. В ряду органелл, включенных в секрецию веществ в качестве предпоследнего звена, он указывает миелиновые фигуры.

И наконец, имеются высказывания, что концентрические фигуры следует рассматривать как артефакты (Curgy, 1968). Фineран (Fineran, 1971), который при изучении клеток кончика корня использовал целый ряд фиксаторов, утверждает, что концентрические фигуры могут образовываться в результате постмортальных изменений в клетке.

Таким образом, вопрос происхождения и образования концентрических мембранных структур остается открытым.

Условия образования концентрических структур и их возможное функциональное значение

В настоящее время известно не так много о ситуациях, в которых появляются концентрические тела, и об их роли в клетках растений. Еще меньше мы знаем о механизмах, обусловливающих концентрическое сложение мембран.

Как следует из данных литературы и наших наблюдений, причинами и условиями возникновения концентрических структур, видимо, можно считать гипоксию и анаэробные условия в целом, патологические состояния (вирусная инфекция, действие токсических веществ), а также старение органов. Конечно, трудно разобраться в причинно-следственных отношениях перечисленных явлений, но многие считают гипоксию наиболее общим условием их образования.

По Фрей-Висслингу и Мюлеталеру (1968), концентрические структуры, и в частности «дополнительные ядра» в растительных клетках, всегда возникают при недостатке кислорода, хотя они не раскрывают механизма действия гипоксии. Б. Б. Вартапетян и др. (1971) предполагают, что при гипоксии образуются токсические вещества, которые создают условия образования концентрических структур. И. Н. Андреева и Г. М. Гринева (1970) изучали состояние эндоплазматического ретикулума в апикальной зоне корня кукурузы. Они обнаружили эти структуры при выдерживании целого двухнедельного растения в условиях анаэробиоза в течение 24, 36, 48 и 72 час. Чаще всего встречались концентрические многослойные тела в условиях 24—36-часового анаэробиоза. Однако они появлялись не во всех клетках. Авторы объясняют неравномерное образование концентрических тел в клетках различной по времени реакцией отдельных корней и их клеток на недостаток кислорода. Вартапетян и др. (1971), проращивая зерновки риса, отметили, что увеличение числа мембран эндоплазматического ретикулума и количества крист у митохондрий, образующих многослойные плотноупакованные ряды, происходит после помещения растений в атмосферу азота. Это же явление обнаружено в клетках дрожжей, выращенных в анаэробных условиях (Linnane et al., 1962). О связи появления мембран в митохондриях с аэробными условиями пишет Иотсуянаги (Yotsuyanagy, Guerrier, 1965)

Приведенные примеры показывают, что образование концентрических структур происходит только при гипоксии. Однако М. Н. Маслова и др. (1973) показали, что в нейроне и в клетках печени крыс концентрические структуры в митохондриях обнаруживаются и при гипероксии (ее судорожная стадия). Авторы объясняют это тем, что при наличии общей гипероксии развивается тканевая гипоксия.

У плодов тыквенных и яблони во время хранения (Матиенко, Чебану, 1973) концентрические структуры выявляются в пластидах, особенно в каротиноидопластах, и здесь можно допустить их связь с развитием тканевой гипоксии, так как при созревании и хранении плодов возникает анаэробиоз (Ракитин, 1965).

Ряд авторов (Honda, Matsui, 1968; Favali, Conti, 1970) одной из причин возникновения концентрических тел считают действие различных вирусов (Lucernae mosaic virus и cucumber mosaic virus). Хонда и Матсуи заражали табак вирусом огуречной мозаики. Концентрические структуры наблюдались в пластидах и в цитоплазме. При вирусной инфекции листьев *Pelargonium zonale* эти структуры образуются в цитоплазме и митохондриях (Rubio-Huertos, Garsia-Hidalgo, 1971).

Во многих случаях в клетках растений концентрические тела возникают при действии различных веществ, в том числе антибиотиков и токсических соединений. Специальная работа Вришера (Wrischer, 1973) посвящена этому вопросу. Описаны случаи закручивания мембран при действии колхицина на хламидомонаду (Walne, 1967). Бен-Шаул и Офир (Ben-Shaul, Ophir, 1969) изучали эффект действия стрептомицина на пластиды в делящейся клетке эвглены. Он вызывает обесцвечивание хлоропластов и перестройку мембранной системы. Сигизмунд и др. (Siegesmund et al., 1962) отметили концентрические тела в хлоропластах обесцвеченной клетки эвглены. Тилакоидные концентрические системы были получены у пшеницы при обработке растений амитролом (Bartels, 1965).

Концентрические структуры обнаружены в клетках растений, выращенных в условиях засоления. Так, Г. В. Удовенко и др. (1970) наблюдали в лейкопластах через 5—10 суток после засоления у пшеницы (сорт

Федерейшн) увеличение числа внутренних мембран, лежащих в несколько рядов под оболочкой. У пшеницы (сорт Диамант) и бобов (сорт Минор) через 10 суток после засоления отмечалось увеличение числа концентрических мембран. У других растений появление миелиноподобных структур или признаков концентричности также вызывалось засолением (Blumenthal-Goldschmidt, Poljakoff-Mayber, 1968; Строганов и др., 1970). При хлорозе наряду с другими перестройками в клеточных органеллах всегда появляются и концентрические структуры.

Довольно часто эти тела сопутствуют и процессам, вызванным старением органов или тканей. Так, в цитоплазме клеток листьев осины найдены пузырьковидные мультиламеллярные тела разной величины (Boyer, Navratil, 1960). Различные нарушения ультратонкой организации хлоропластов с образованием концентрических структур наблюдаются не только при хлорозе, но и при недостаточном освещении, действии низких температур, пониженном минеральном питании (Klein, 1960; Röbbelen, 1968; Поляков, Примак, 1971). Отдельные виды пигментных мутаций сопровождаются также появлением в клетках их органелл концентрических структур (Walne, 1967; Marčenko, 1973).

Особенно примечательны пластиды с признаками деградации и каротиноидопласты (хромопласты), которые содержат явные концентрические структуры (Матиенко Е., 1974). Такие пластиды встречаются в старых или стареющих органах (плоды, цветки, листья, стебли). Как отмечают А. А. Шахов и др. (1967), более деградированные хлоропласты утрачивают гранальную структуру и заполняются концентрически расположенной системой ламелл с крупными осмиофильными глобулами. С. В. Тагеева (1971) наблюдала случаи, когда ламеллы гран способны образовывать концентрические фигуры. К концу созревания и во время хранения многих плодов клетки их заполняются каротиноидопластами, внутри которых вся мембранная система или ее часть представлены концентрическими телами. Это явление свойственно не всем каротиноидопластам, а только относящимся к типу ламеллярных (Матиенко Б., Машанский, 1966), содержащим определенные каротиноиды (большей частью каротины). В таких каротиноидопластах по мере их дифференцировки появляются концентрические фигуры, что сопровождается биосинтезом каротиноидов. В плодах красных томатов концентрические структуры отмечены у линий r^+/r^+ сорта Pearson, содержащих ликопин, Y-каротин, В-каротин и фитофлуин (Harris, Spurr, 1969). У плодов тыквенных (Grilli, 1965; Матиенко Б., 1969; Ljubešic, 1970; Матиенко, Чебану, 1973) они встречаются чаще у оранжевых плодов. Каротиноидопласты початка ароидных также содержат частично концентрически расположенные мембраны (Schneft, Czygan, 1966), а у лепестков нарцисса и гнездовки они целиком заполнены многослойными концентрическими мембранами (Mollenhauer, Kogut, 1968; Kuhn, 1970). К этим примерам нельзя причислить случаи появления до некоторой степени кругового расположения мембран при выделении проламеллярного тела из состава пропластид или этиопластов (Gunning, 1965; Henningsen, Boynton, 1969, и др.).

В процессе микро- и мегаспорогенеза мембраны цитоплазмы, пластид и митохондрий могут приобретать конфигурации концентрических структур. Так, Родкевич и Микульска (Rodkiewicz, Mikulska, 1967), изучая развитие зародышевого мешка у лилии, описали участие эндоплазматической сети в образовании концентрических тел. В спорогенной ткани пыльников в цитоплазме содержится большое количество мультиламеллярных структур (Echlin, 1968). В материнской клетке мегаспоры цистерны эндоплазматической сети завертываются с образованием круговых мембранных тел (Godineau, 1968).

Если в вышеприведенных примерах имеют место процессы старения и вообще деградации органелл, то в выделительных тканях, специализированных к секреции, условия появления концентрических тел несколько иные (Eymé, 1967; Васильев, 1970). Видимо, здесь общим условием является образование отбросов в результате деятельности некоторых органелл.

Имеется мало высказываний о роли и функции концентрических структур, да и те не относятся к строго концентрическим мембранам. На наш взгляд, надо предпочесть предположение, что концентрические тела — это прежде всего структуры, имеющие приспособительное значение для клетки. Нам кажется приемлемым мнение, что усиленное образование мембран, в частности в плазмалеммасомах, представляет собой явление сверхсинтеза мембранного материала, который может быть реутилизирован во время периодов роста клеток (Marchant, Moore, 1973). Явление реутилизации реально, ибо во многих стареющих органах в пределах одних и тех же тканей существуют деструктивные и репаративные процессы в соседних клетках, т. е. наблюдается явление асинхронности (Саркисов, Втюрин, 1972). Можно предположить, что мембранный материал, накопленный в концентрических структурах, в ряде случаев может служить источником репаративных процессов, но не может быть речи о росте клеток в таких условиях, в которых концентрические тела возникают в стареющих клетках. Рассматривая явления сверхсинтеза, надо упомянуть и о том, что мембранный материал может быть обычным скоплением, образовавшимся при сокращении клеточной стенки и растяжении плазмалеммы со стороны протопласта. Это может иметь место как в естественных ситуациях (ломасомы, плазмалеммасомы), так и при препарировании материала (Heath, Greenwood, 1970).

Ассоциацию концентрических мембран в пластидах в хромолипопротеидные комплексы можно сопоставить с мнением В. Н. Карнаухова (1971) о том, что поскольку каротиноиды обладают свойствами депонирования кислорода, при необходимости (в условиях гипоксии) он может из этих депо поставляться клеткам. Хотя это предположение допустимо, но с ним не согласуется тот факт, что вне пластид, т. е. там, где нет каротиноидов, концентрические мембраны уже не содержат хромолипопротеидного материала и, следовательно, упомянутая функция у них отсутствует. Имеются случаи, когда у грибов каротиноиды локализуются в цитоплазме (Schrantz, 1965). В этих клетках видны пучки мембран, которые, по мнению автора, включают каротиноиды.

Одним из характерных свойств мембран является их способность образования кольцевидных профилей вследствие тенденции к закручиванию и смыканию их краев, поэтому практически в интактной клетке никогда не могут быть обнаружены свободные края мембран. По-видимому, одним из факторов, определяющих тенденцию к закручиванию и смыканию мембран, является их асимметрия, обусловливающая способность к сокращению одной поверхности мембраны.

Наличие концентрических структур в клетках плодов, отделенных от материнского растения, дает основание предположить наличие связи этих структур с процессами перераспределения веществ перед опадением плода или листьев.

Многочисленные факты показывают, что концентрические структуры в клетках растений образуются при действии различных агентов (вирусная инфекция, высокие температуры, действие токсических веществ, недостаточное минеральное питание или избыток и т. д.). Это может служить одним из примеров неспецифичной реакции клеток на внешние воздействия (Насонов, Александров, 1940).

ЛИТЕРАТУРА

Андреева И. Н., Г. М. Гринева. (1970). Ультраструктура эндоплазматического ретикулума в клетках корня кукурузы в условиях анаэробиоза. Физиол. раст., 17, 5. — Балаур Н. С. (1969). Влияние спектрального состава света на формирование структуры хлоропластов и митохондрий. Автореф. канд. дисс. М. — Вартапетян Б. Б., И. Н. Андреева, И. П. Маслова. (1971). Ультраструктура клеток колеоптиля риса в анаэробных и аэробных условиях. ДАН СССР, 196, 5. — Васильев А. Е. (1970). О локализации синтеза секреторных терпеноидов в растительной клетке. Растит. ресурсы, VI, 6. — Васильев А. Е. (1972). Проблемы эндоцитоза и автофагии в растительной клетке. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л. — Грабовская С. Р. (1970). Некоторые структурные особенности эндоплазматической сети в клетках тетрад микроспор кукурузы. Цитология, XII, 9. — Грубан З., М. Рехцигл. (1972). Микротельца и родственные им структуры. — Данилова М. Ф., А. Е. Васильев, Е. А. Мирославов. (1968). О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях поверхности протопласта растительных клеток. Бот. ж., 53, 11. — Карнаухов В. Н. (1971). О роли каротиноидов во внутриклеточном депонировании кислорода. ДАН СССР, 196, 5. — Коломейченко В. Н. (1973). Изменение в ультраструктуре клеток различных слоев субэпидермальной зоны плодов арбуза в процессе хранения. В кн.: Гистологическая зональность суккулентных плодов. Кишинев. — Кроленко С. А., Н. А. Рижамадзе. (1974). Митохондрии скелетных мышечных голокон лягушки: зависимость ультраструктуры от условий фиксации, образование миелиноподобных фигур. Цитология, XVI, 2. — Кузнецов В., Т. Н. Мосевич. (1974). Изменение ультраструктуры митохондрий поврежденных нервных клеток при фиксации глутаральдегидом. Цитология, XVI, 1. — Ланг Ф., Л. М. Воробьева, А. А. Красновский. (1971). Образование хлорофилла и формирование хлоропластов в зеленеющих листьях нормальных и мутантных растений кукурузы. Молек. биол., 5, 3. — Ленинджер А. (1966). Митохондрия. — Маслова М. Н., Е. В. Озирская, Л. В. Резник. (1973). Изменения в коре больших полушарий мозга крыс при гипероксии (сопоставление функционально-биохимических и морфологических данных). Цитология, XV, 1. — Матиенко Б. Т. (1969). Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев. — (Матиенко Б. Т.) Matienco B. T. (1970). VII Congr. Intern. Microscop. Electron. Grenoble, 3. — Матиенко Б. Т. (1971). О каротиноидопластах с трубчато-ретикулярной конфигурацией мембран. Тез. докл. VIII Всес. конф. по электрон. микроскопии. М. — Матиенко Б. Т., В. Ф. Машанский. (1966). Анатомия и ультраструктура плодов. Кишинев. — Матиенко Б. Т., Е. Б. Матиенко. (1974). Морфология миелиноподобных тел клеток растений. Матер. III Всес. симпоз. по примен. электрон. микроскопии в бот. исследов. Петрозаводск. — Матиенко Б. Т., Е. М. Чебану. (1973). Ультраструктура каротиноидопластов (хромопластов). Кишинев. — Матиенко Е. Б. (1974). Формирование концентрических мембранных структур. Матер. III Всес. симпоз. по примен. электрон. микроскопии в бот. исследов. Петрозаводск. — Насонов Д. Н., В. Я. Александров. (1940). Реакция живого вещества на внешние воздействия. — Недуха Е. М. (1973). Изучение ультраструктуры каротиноидопластов и содержание пигментов в паренхимных клетках корня моркови. Цитология, XV, 2. — Поляков И. М., Н. Н. Примак. (1971). Связь изменений ультратонкой структуры хлоропластов с различной окраской листьев в онтогенезе. Цитол. и генет. V, 4. — Ракитин Ю. В. (1965). Ускорение созревания плодов. — Ротару Г. И. (1968). Некоторые изменения в субмикроскопической морфологии клеток наружных зон околоплодника яблони и груши при хранении. В кн: Структура и ультраструктура плодов. — Саркисов Д. С., Б. В. Втюрин. (1972). Электронная микроскопия деструктивных и репаративных внутриклеточных процессов. — Строганов Б. П., В. В. Кабанов, Н. И. Шевякова. (1970). Структура и функции клеток растений при засолении. — Тагеева С. В. (1971). Гомологичность характера изменений пластидного аппарата на ультраструктурном уровне его организации, Тез. докл. VIII Всес. конф. по электрон. микроскопии. М.— Удовенко Г. В., В. Ф. Машанский, И. А. Синицкая. (1970). Изменения ультраструктуры клеток корня при засолении у различных по солеустойчивости растений. Физиол. раст., 17, 5. — Фрей-Висслинг А., К. Мюлеталер. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Чухрий М. Г. (1971). Тез. докл. VIII Всес. конф. по электрон. микроскопии. М. — Шахов А. А., Б. М. Голубкова, С. В. Шищенко. (1967). Структура хлоропластов и митохондрий гороха при ультрафиолетовом облучении растений. ДАН СССР, 174, 6. — Amelunxen F., H. Arbeiter. (1967). Untersuchungen an den Spritzdrüzen von *Dictamnus albus* L. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 58, 1. — Bartels P. G. (1965). The effect of amitrole on the ultrastructure of chloroplasts in wheat seedlings. Plant Cell Physiol., 6, 1. — Ben-Shaul Y., I. Ophir. (1969). Some structural aspects of cycloheximide effects on *Euglena*. Abstr. XI Intern. Bot. Congr. Seattle, Washington. — Blumenthal-Goldschmidt S., A. Poljakoff-Mayber. (1968). Effect of substrate salinity on growth and on submicroscopic structure of leaf cells of *Atriplex halimus* L. Austral. J. Bot., 16, 3. — Bowes B. G. (1969). Electron microscopic observations on myelin-like bodies and related membranous elements in *Glechoma hederacea* L. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 60, 5. — Boyer M. G., S. Navratil. (1960). Some aspects of transmission and electron microscopy of necrotic leaf spot of aspen. Canad. J. Bot., 48, 6. — Cox G., B. Juniper. (1973). The application of stereo-micrography in the high voltage electron microscope to studies of cell-wall structure. J. microscopy, 97, 1—2. — Curgy J. J. (1968). Influence du mode de fixation sur la possibilite d'observes des structures myeliniques dans les hepatocytes d'embryous de poulet. J. Microscopie, 7, 1.— Dawes E., E. H. Rhamstine. (1967). An ultrastructural study of the giant green algal coenocyte *Caulerpa prolifera*. J. Phycol., 3, 3. — Dengg E. (1971). Die Ultrastruktur der Blattgalle von *Dasyneura urticae* auf *Urtica dioica*. Protoplasma, 72, 4. — Dexheimer J. (1966). Sur les modifications du reticulum endoplasmique des grains de pollen de *Lobelia erinus* L. traités par le chlo-

ramphanicol. C. R. Acad. Sci., Paris, 262, 8. — Deysson G., M. Benbadis. (1968). Electron microscopy. IV Europ. region. conf. on Electr. microscopy. Rome, II. — Diers L., Fr. Schötz. (1969). Über ring- und schalenförmige Thylakoidbildungen in den Plastiden. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 60, 3. — Douglas S. D., G. Cohnen, G. Brittinger. (1973). Ultrastructural comparison betveen phytomitogen transformed normal and chronic lymphocytic leukemia lymphocytes. J. Ultrastruct. Res., 44, 1—2. — Echlin P. (1968). Development of the pollen grain wall. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 81, 11. — Eymé J. (1967). Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectrarigénes floraux. Le Botaniste, sér L., fasc. I—IV. — Favali M. A., G. G. Conti. (1970). Ultrastructural observations on the chloroplasts of Basil plants either infected with different viruses. Protoplasma, 70, 2. — Figier J. (1969). Étude infrastructurale et cytochimique des glandes petiolaires de *Mercurialis annua* L. Essai d'interpretation en rapport avec la sécrétion. C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D., 267, 5. — Fineran B. E. (1971). Ultrastructure of vacuolar inclusions in Root Tips. Protoplasma, 72, 2. — Frey-Wyssling A. (1969). Myelinartige Vergrullung der Chloroplasten in Rohrzuckerlösung. Protoplasma, 46, 1—4. — Godineau J.-Cl. (1968). Ultrastructure des différents tissus de l'ovule du *Crepis tectorum* L. au moment de la prophase méiotique. Données sur le cytoplasme de la cellule-mere des megaspores. C. R. Acad. Sci., Paris, 266, 10. — Grilli M. (1965). Origine e sviluppo dei chromoplasti nei frutti di zucca americana (*Cucurbita pepo* L. cv. small sugar). I. Origine dei chromoplasti da amiloplasti. J. Caryologia, 18, 3. — Gruber P. J., W. M. Becker, E. H. Newcomb. (1972). The occurrence of microbodies and peroxisomal enzymes in achlorophyllous leaves. Planta, 105, 2. — Gunning B. E. S. (1965). The greening process in plastids. 1. The structure of the prolamellar body. Protoplasma, 60, 1. — Harris W. M., A. R. Spurr. (1969). Chromoplasts of tomato fruits. II. The red tomato. Amer. J. Bot., 56, 4. — Heath I. B., E. D. Greenwood. (1970). The structure and formation of the lomasomes. J. Gener. Microbiol., 62, 2. — Hébant Ch. (1969). Elaborations membranaires et processus de degénérescence cytoplasmique au coure de le différenciation des hydröides dans la tige feuillée de *Polytrichum commune* L. et *P. juniperinum* Willd. (Mousses *Polytrichales*). C. R. Acad. Sci., Paris, 269, 20. — Henningsen K. W., J. E. Boynton. (1969). Macromolecular physiology of plastids. VII. The effect of a brief illumination on plastids of dark-grown barley leaves. J. Cell Sci., 5, 3. — Highton P. J. (1970). An electron microscopic study of the structure of mesosomal membranes in *Bacillus licheniformis*. J. Ultrastruct. Res., 31, 3—4. — Honda Y., C. Matsui. (1968). Electron microscopy of intracellular modifications of tobacco by mixed infections with cucumber mosaic and tobacco mosaic viruses. Phytopathology, 58, 9. — Klein S. (1960). The effect of low temperature on the development of the lamellar system in chloroplasts. Biophys. Biochem. Cytol., 8, 2. — Kuhn H. (1970). Chemismus, struktur und Entstehung der Carotinkristallchen in der Nebenkrone von *Narcissus poeticus* L. var. «La Riante». J. Ultrastruct. Res., 33, 3—4. — Landre P. (1969). Premieres observations sur l'évolution infrastructurale des cellules stomatiques de la Montarde (*Sinapis alba* L.) depuis leur mise en place jusque l'ouverture de l'ostiole. C. R. Acad. Sci., Paris, 269, 10. — Lenk R., S. Penman. (1971). Morphological studies of cells grown in the absence of mitochondrial specific protein synthesis. J. Cell Biol., 49, 2. — Lichtenthaler H. K. (1970). Die Feinstruktur Chromoplasten in Plasmochromen Perigon-Blättern von*Tulipa*. Planta, 93, 2. — Linnane A. W., E. Vitols, P. G. Nowland. (1962). Studies on the origin of yeast mitochondria. J. Cell Biol., 13, 2. — Ljubešić N. (1970). Fine structure of developing chromoplasts in outer jellow fruit partsof *Cucurbita pepo* L. cv. pyriformis. Acta Bot. Croat., 29. — Mangenot G., S. Mangenot. (1966). Les corps pigmentes des chromoplasts de *Neottia nidus avis*. C. R. Acad. Sci., Paris, 262, 24. — Marčenko G. (1973). Plastids of the yellow Y—I strain of *Euglena gracilis*. Protoplasma, 76, 3—4. — Marchant R., R. T. Moore. (1973). Lomasomes and Plasmalemmasomes in *Fungi*. Protoplasma, 76, 2. — Maruyama K. (1966). Behaviour of membrane system in the cell during cell divisions of microsporogenesis in *Tradescantia paludosa*. II. Meiosis. Caryologia, 31, 3. — Menke W. (1959). Myelinfiguren in Cytoplasma meristematischer Zellen. Protoplasma, 51, 1. — Mollenhauer H. H., C. Kogut. (1968). Chromoplast development in daffodil. J. Microsc., 7, 7. — Nickerson P. A. (1973). Induction of intranuclear inclusion by estrogen in mammotrophs of the mongolian gerbil. J. Ultrastruct. Res., 44, 1—2. — Peveling E. (1968). Elektronenoptische Untersuchungen an Flechten. I. Strukturveränderungen der Algenzellen von *Lecanora muralis* (Schreber) Rabenh. (*-Placodium saxicolum* (Nyl) sec. Klem.) beim Eindringen von Pilzhyphen. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 59, 2. — Pickett-Heaps J. D. (1968). Ultrastructure and differentiation in Chara (fibrosa). IV. Spermatogenesis. Austral. J. biol. Sci., 21, 4. — Remsen C. C. (1969). Electron microscopic observations on myelin-like bodies and related membranous elements in *Glechoma hederacea* L. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 60, 11. — Röbbelen G. (1968). Genbedingte Rotlicht-Empfindiichkeit der Chloroplastendifferenzierung bei *Arabidopsis*. Planta, 80, 3. — Rodkiewicz B., E. Mikulska. (1967). The micropylar and antipodal cells of the *Lilium regale* embryo sac observed with the electron microscope. Flora. Abt. A., 158, 2. — Rosso S. W. (1968). The ultrastructure of chromoplast development in red tomatoes. J. Ultrastruct. Res., 25, 3—4. — Rubio-Huertos M., F. Garsia-Hidalgo. (1971). Electron microscopy of two *Pelargonium viruses*. Protoplasma, 72, 4. — Scannerini S. (1967). Un particolare sistema di membrane e lomasomi in *Agaricus campester* Fr. var. *bispogrus*. Cariologia, 20, 1. — Schnepf E., F.-C. Czygan. (1966). Feinbau und Carotinoide von Chromoplasten in Spadix-Appendix. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 54, 4. — Schrantz J.-P. (1965). Etude au microscope electronique de la localisation des pigments carotenoids chez un Discomycete: *Ciliaria hirta* (Schum.) Bondier. Rev. Cytol. Biol. veget., XXVIII, 1—2. — Siegesmund K. A., W. G. Rosen, S. R. Gawlik. (1962). Effects of darkness and of streptomycin on the fine structure of *Euglena gracilis*. Amer. J. Bot., 49, 2. — Smith D. G., R. Marchant. (1968). Lipid inclusions in the vacuoles of *Saccharomyces cerevisiae*. Arch. Mikrobiol., 60. — Sprey B. (1968). Zur Feinstruktur des Plastidenstromas von *Hordeum vulgare* L. Protoplasma, 66, 4. — Spurr A. R. (1969). The thylakoid plexus in chloroplasts and chromoplasts of two tomato fruit. Abstr. XI Inter. Bot. Congr. Seattle, Washington. — Spurr A. R., W. M. Harris. (1968). Ultrastructure of plastids chloroplasts and chromoplasts in *Capsicum annuum* I. Thylacoid membrane changes during fruit ripening. Amer. J. Bot., 55, 10. — Sun C. N. (1966). Ultrastructure of plastids in normal and variegates leaves in *Abutilon striatum*. Cytologia, 31, 4. — Thomson W. W. (1966). Ultrastructural development of chromoplasts in Valencia oranges. Bot. Gaz., 127, 2—3. — Tu J. C., N. Colotelo. (1973). A tubule-membrane complex characteristic of paraphyses for two species of *Sclerotinia*. Canad. J. Bot., 51, 7. — Walles B. (1963). Macromolecular physiology of plastids. IV. An amino acid requirements of lethal chloroplast mutant in Barley. Hereditas, 50, 2—3. — Walne P. L. (1967). The effects of colchicine on cellular organization in *Chlamydomonas*. II. Ultrastructure. Amer. J. Bot., 54, 5. — Wrischer M. (1973). Protein crystalloids in the stroma of bean plastids. Protoplasma, 77, 1. — Yotsuyanagy Y., C. Guerrier. (1965). Mise en évidence par des techniques cytochimiques et la microscopie electronique d'acide desoxyribonucleique dans les mitochondries et les protoplastes d'*Allium cepa*. C. R. Acad. Sci., Paris, 260, 8. — Zandonella P. (1970). Infrastructure des cellules du tissu nectarigene floral de quelques *Caryophyllaceae*. C. R. Acad. Sci., Paris, 270, 9.

Институт цитологии АН СССР,
Ленинград,
Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 5 III 1975.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 577.95 : 58

АКИМ КУЗЬМИЧ ЕФЕЙКИН
(11 IX 1902—8 I 1974)

F. KH. BAKHTEEV. AKIM KUZMICH EFEIKIN (11 IX 1902—8 I 1974)

8 января 1974 г. ушел из жизни известный ботаник-исследователь, непримиримый борец за научную истину, педагог, общественный деятель, профессор, доктор биологических наук, заслуженный деятель наук Чувашской АССР Аким Кузьмич Ефейкин.

А. К. Ефейкин родился 11 сентября 1902 г. в глухой чувашской деревне Тимирзь-Касы Аликовской волости Ядринского уезда Казанской губернии (ныне Аликовский район Чувашской АССР) в семье крестьянина. В 1912 г. он поступил в начальную земскую школу. Мальчик учился хорошо, увлекался чтением научно-популярных книг о природе. После окончания школы в 1917 г. он поступил в высшее начальное училище в с. Аликове, которое ему закончить не удалось, так как оно было закрыто. Осенью 1923 г. Ефейкин поступил на второй курс Чувашского рабфака в Чебоксарах, но уже в мае 1924 г. был призван в Красную Армию. После окончания военной службы А. К. стал студентом Восточного педагогического института (ВПИ) в Казани. Окончив естественно-агрономический факультет этого института в 1929 г., он получил звание учителя средней школы по естествознанию и химии. В дальнейшем две стороны деятельности А. К. Ефейкина — педагогическая и исследовательская — были всегда тесно связаны. Он очень любил молодежь, ее воспитанию и образованию отдавал много сил.

В годы учения Ефейкина в Казани в ВПИ преподавали такие известные профессора, как ботаник А. Я. Гордягин, зоолог Н. А. Ливанов, почвовед И. В. Тюрин, агроном В. П. Мосолов и др. Будучи студентом III—IV курсов А. К. участвовал в экспедиции по изучению фауны Чувашии под руководством Ливанова. В Казани у него возник большой интерес и к генетике, курс которой читал Ливанов. На семинаре он выступил с интересным докладом «Сцепленное наследование и кроссинговер» с яркими иллюстрациями, аудитория выразила ему свое удовлетворение продолжительными аплодисментами. После другого доклада «Естественное развитие и улучшение лугов и пастбищ» репутация А. К. как одного из наиболее способных студентов заметно повысилась.

После окончания ВПИ А. К. в течение двух лет работал в средней школе учителем. С июля по ноябрь 1930 г. был участником экспедиции по изучению белки-телеутки в ленточных борах Западной Сибири, организованной Западно-Сибирским лесным трестом.

В октябре 1931 г. А. К. поступил в аспирантуру при Ленинградском университете по кафедре генетики растений, руководимой тогда молодым, но уже всемирно известным исследователем Г. Д. Карпеченко. Непосредственным руководителем аспиранта был Т. К. Лепин, в то время сотрудник Института генетики Академии наук СССР. В годы аспирантуры А. К. активно участвовал в работе семинара по генетике, проходившем в институте, где он впервые встретился с академиком Н. И. Вавиловым. На этом семинаре А. К. выступил с докладом «Инцухт и гетерозис», который был признан одним из лучших аспирантских выступлений. В мае 1939 г. А. К. защитил кандидатскую диссертацию «Опыт выращивания южного выродженного картофеля в средней полосе СССР». В этой работе было экспериментально доказано, что вырождение картофеля на юге вопреки мнению Т. Д. Лысенко не является следствием «стадийного старения растений».

Осенью 1934 г. А. К. Ефейкин был приглашен в Чувашский сельскохозяйственный институт (г. Чебоксары) на должность преподавателя ботаники, а в 1938 г. утвержден заведующим кафедрой ботаники; здесь он проработал до конца жизни с исключительной энергией, преданностью делу, отдавая без остатка все свои физические и духовные силы творческим исследованиям и воспитанию молодых специалистов. Сорок лет напряженного педагогического труда, из них восемь лет в должности декана агрономического факультета, было отдано Чувашскому СХИ. Как профессор и как декан А. К. пользовался исключительным уважением и любовью студентов и своих коллег.

В своей научно-исследовательской работе А. К. Ефейкин обращал главное внимание на экспериментальную проверку догматических утверждений Т. Д. Лысенко в области онтогенеза растений. В сороковых годах он был чуть ли не единственным исследователем, работы которого по экспериментальной проверке взглядов Лысенко об онтогенезе растений появлялись у нас в научной периодике. Только после выступлений А. К. начали выходить некоторые другие работы, написанные в том же духе.

В мае 1956 г. в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде А. К. Ефейкин защитил докторскую диссертацию на тему «Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений», в которой обобщил свои многолетние исследования по этой проблеме.

Оригинальные экспериментальные исследования Ефейкина связаны с выяснением роли меристемы в онтогенезе и филогенезе растений. Они показали, что наступление репродуктивной фазы у растений обусловлено не узколокальными необратимыми изменениями меристемы конуса нарастания, а морфо-физиологическим состоянием организма в целом. При этом особо отчетливо проявляется роль листовой поверхности. Меристематическая ткань растения, с которой связаны все онтогенетические преобразования, в любом возрасте способна образовать любой орган. Приступившая к образованию зачатков репродуктивных органов меристема с изменением условий может снова перейти к формированию вегетативных органов, вследствие чего можно длительное время поддерживать растение в вегетативном состоянии. Исследования А. К., в частности, показали возможность ускорения плодоношения сеянцев в результате прививки их на плодоносящее растение.

В течение всей жизни А. К. Ефейкин не прекращал устной и печатной пропаганды на чувашском и русском языках по вопросам биологии и сельского хозяйства, особое внимание он уделял борьбе с эрозией почв, которая в условиях Чувашии наносит большой урон сельскому хозяйству. А. К. принимал активное участие в общественной жизни. Член КПСС с 1956 г., он неоднократно избирался членом партийного бюро и делегатом партийных конференций. Был депутатом и председателем Постоянной комиссии по охране природы Верховного Совета Чувашской АССР шестого созыва. В 1957 г. и в последующие годы на съездах избирался членом Совета Всесоюзного ботанического общества. В 1966 он был избран членом Совета Всесоюзного общества генетиков и селекционеров. За многолетнюю и плодотворную работу в области подготовки кадров для сельского хозяйства и развития науки А. К. был награжден орденом Ленина, Орденом Трудового Красного Знамени. Он имел почетные грамоты Президиума Верховного Совета РСФСР и Президиума Верхового Совета Чувашской АССР. В 1972 г. А. К. Ефейкину было присвоено звание заслуженного деятеля науки Чувашской АССР.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. К. ЕФЕЙКИНА

1935. Получение гаплоидов у твердых пшениц путем опыления рентгенизированной пыльцой. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 9 : 39—45.

1939. Действие повышенной температуры на яровизированную озимую пшеницу. ДАН СССР, 25, 4 : 308—310.

Опыт выращивания южного выроженного картофеля в условиях средней полосы СССР. ДАН СССР, 24, 8 : 820—822.

1940. Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимости старения меристемы. ДАН СССР, 28, 5 : 453—457.

Восстановление южного выроженного картофеля в условиях средней полосы СССР. Сов. бот., 5—6 : 242—251.

1941. О разъяровизации яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, 30, 7 : 656—658.

1947. Возраст и меристема растений. Реф. докладов на сессии Инст. биол. Уральск. фил. АН СССР, Свердловск : 30—32.

К вопросу об обратимости процесса яровизации. ДАН СССР, 56, 1 : 95—97.

О зависимости развития боковых побегов от их местоположения на главном стебле. ДАН СССР, 56, 6 : 651—654.

Развитие растений из привентивных и адвентивных почек, отделенных от материнского растения. ДАН СССР, 56, 7 : 761—763.

1948. Меристема и ускорение плодоношения сеянцев путем прививки их на плодоносящее растение. ДАН СССР, 59, 1 : 171—174.

1954. Жизненность растений, выращенных из черенков разного возраста. ДАН СССР, 95, 1 : 191—193.

Новое учение о виде или старый антидарвинизм под новой вывеской. (Обзор статей по проблемам вида). Бот. журн., 39, 1 : 85.

Пропаганда извращений основ дарвинизма в средней школе. Бот. журн., 39, 1 : 122—125.

1955. О природе монокарпичности некоторых монокарпических растений. Бот. журн., 40, 2 : 238—242.

1956. Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений. Автореф. докт. дисс. Бот. инст. АН СССР : 1—20.

1957. К вопросу о месте локализации термического и фотопериодического воздействий, вызывающих цветение растений. ДАН СССР, 117, 6 : 1068—1069.

Морфо-физиологическая концепция онтогенеза растений. Тез. докл. 2-го съезда Всес. Бот. общ. : 18—20.

О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений. Бот. журн., 42, 3 : 337—362.

1958. Развитие цветка и соцветия из апекса у томатов. Бот. журн., 43, 8 : 1179—1183.

1960. Экспериментальное изменение полярности у растений. Вопросы ботаники, 3 : 23—24.

1961. К вопросу об изменении у растений полярности. Бот. журн., 46, 2 : 174—182.

1962. Влияние крупности семян на сохранение всхожести у мягкой пшеницы. Тр. Чувашск. сельск.-хоз. инст., 5, 1 : 160—162.

1965. Закон независимости факторов питания растений и практика сельского хозяйства. Сб. научн. работ Чувашск. отд. ВБО, 1, Чебоксары : 3—21.

1966. Еще раз о так называемой стадийной разнокачественности тканей и органов растений. Бот. журн., 51, 1 : 93—95.

1967. Меристема и проблема омоложения растений. Докл. Ереванск. симпозиума по онтогенезу высших растений, Ереван : 195—202.

1968. С. Я. Краевой. Возможна ли вегетативная гибридизация растений посредством прививок. (*Рец*). «Наука», М., 1967 : 1—44. Цитология и генетика, 2,5.

1969. Влияние дополнительных придаточных корней на фенотипическую изменчивость роста растений. Генетика, 5,8 : 178—180.

1970. Выступление на симпозиуме по онтогенезу высших растений. В сб.: Онтогенез высших растений (Сообщ. Ереванск. симп.). Изд. АН Арм. ССР, Ереван: 310—313.

Природа образовательной ткани растений и вопрос о старении и вырождении клонов. В сб.: Онтогенез высших растений (Сообщ. Ереванск. симп.). Изд. АН Арм. ССР, Ереван : 225—231.

1971. С. С. Хохлов, Е. В. Гришина, М. И. Зайцева, В. С. Тырнова, Н. А. Малышева-Шишкинская. Гаплоидия у покрытосеменных растений. Ч. I. Распространение, методы получения и генетика гаплоидов. Изд. Саратов. унив., 1970. (Рец.). Цитология и генетика, 2 : 186.

Брошюры

1944. Сорняки-враги (на чувашском языке). Чувашгиз : 1—30.

1951. Борьба с сорной растительностью. Чувашск. отд. Всес. общ. по распространению полит. и науч. знаний. Чебоксары : 1—20.

Борьба с сорняками (на чувашском языке). Чувашгиз : 1—20.

Жизнь растений (на чувашском языке). Чувашгиз : 1—22.

Строение и жизнь растений. Чувашгиз. Чебоксары : 1—20.

1954. Кормовые культуры Чувашии и их агротехника. Чувашгиз, Чебоксары : 1—18.

1971. Человек и природа. Чувашгиз, Чебоксары : 1—31.

Плакаты

1951. Собирайте семена луговых трав. Чувашгиз, Чебоксары.

1974. Защитим наши поля от водной эрозии почв. Чувашск. республ. организация общества «Знание». Чебоксары.

Ф. Х. Бахтеев.

Получено 7 IV 1975 г.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57) 577.95 : 58

АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ФЕДОРОВ

(К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности)

D. V. LEBEDEV, P. D. SOKOLOV. ALEKSANDR ALEKSANDROVICH FYODOROV. (TOWARDS THE 70th BIRTHDAY AND 50 YEARS OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

6 декабря 1976 г. исполнилось 70 лет со дня рождения одного из ведущих ботаников нашей страны, члена-корреспондента АН СССР, профессора, доктора биологических наук Александра Александровича Федорова. В этом же году исполнилось 50 лет его плодотворной научной деятельности, начатой им еще на студенческой скамье.[1]

Ал. А. Федоров родился в семье педагогов в Твери (ныне г. Калинин), где получил среднее, а затем и высшее образование, закончив в 1929 г. естественное отделение Тверского педагогического института. В институте Александр Александрович учился у известного советского ботаника, талантливого педагога и обаятельного человека А. П. Ильинского, о котором с большой теплотой всегда вспоминает благодарный ученик.

В 1929—1934 гг. Ал. А. работает в системе Всесоюзного института растениеводства, которым в то время руководил выдающийся ученый академик Н. И. Вавилов, — сперва в Сухумском отделении института, а затем на Ленкоранском опорном пункте.

В июле 1934 г. Ал. А. поступает в Ботанический институт АН СССР на должность младшего научного сотрудника только что организованного тогда отдела растительного сырья. Вся его дальнейшая деятельность, за исключением службы в рядах Советской Армии в годы Великой Отечественной войны (на фронте в 1942 г. он стал членом КПСС), связана с Ботаническим институтом.

Первые годы творческой жизни он посвятил изучению растений субтропической зоны нашей страны и выявлению возможностей более полного использования и обогащения ее флоры. Стремление сочетать научные исследования с практическим использованием их результатов принес Александр Александрович и в Ботанический институт.

Здесь Александр Александрович вырос в крупного ученого: в 1936 г. по совокупности работ ему присуждается степень кандидата биологических наук; в 1943 г., еще находясь в действующей армии, он защищает докторскую диссертацию, а в 1964 г. Ал. А. избирается членом-корреспондентом Академии наук СССР.

По его предложению раздел ботаники, занимающийся изучением полезных свойств отдельных видов растений, был назван ботаническим ресурсоведением, и это название приобретает все большие права гражданства.

Ал. А., вслед за Б. Н. Клопотовым и М. М. Ильиным, приложил много усилий для развития отдела растительных ресурсов (так теперь называется бывший отдел растительного сырья) и для разработки теоретических основ и методических положений этой новой ботанической дисциплины. Он является ответственным редактором и автором большого числа статей в сборнике «Методика полевых исследований сырьевых растений» (1948), остающимся до сих пор единственным методическим пособием по ботаническому ресурсоведению. Большое методическое значение имели также многие экспедиции, которыми руководил Ал. А. Федоров, в особенности две из них. Это, прежде всего, экспедиция, посвященная изучению камеденосных растений Кавказа и Средней Азии, являющаяся образцом организации всестороннего изучения одной из групп полезных растений, а именно трагакантовых астрагалов (ее материалы опубликованы в выпусках 10 и 11 пятой серии «Трудов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР» в 1962—1963 гг.). Центрально-Саянская экспедиция 1948—1949 годов служит примером комплексного изучения совокупности растительных ресурсов вновь осваиваемой территории (см. вып. 9 той же серии, вышедший в 1961 г.).

---

[1] Подробные биографические очерки о Ал. А. Федорове были опубликованы в 1966 г. в связи с его 60-летием: в «Ботаническом журнале» (т. 51, № 12, автор И. Т. Васильченко; к статье приложен список печатных работ Ал. А. Федорова, дополняемый в настоящей публикации) и в «Растительных ресурсах» (т. 2, вып. 4; автор А. А. Никитин).

Большое внимание Ал. А. Федоров уделяет составлению справочных пособий по ботаническому ресурсоведению (в частности, он был ответственным редактором книги «Растительное сырье СССР», т. I, 1950) и редактированию сборников и монографий по полезным растениям. С 1965 г. он является главным редактором организованного по его инициативе журнала «Растительные ресурсы», объединяющего усилия ресурсоведов нашей страны. Велико значение статей Александра Александровича по теоретическим вопросам ботанического ресурсоведения, помещенных на страницах этого журнала. На XII Международном ботаническом конгрессе им сделан обобщающий доклад «Природные ресурсы Советского Союза и их изучение».

Следует подчеркнуть, что научные интересы Ал. А. Федорова широки и многоплановы и не ограничиваются проблемами ботанического ресурсоведения. С юношеских лет влюбленный в ботанику и растения, и в то же время прекрасный художник, умеющий мыслить образами, он не мог не увлечься морфологией растений. Великолепным воплощением этого увлечения стал «Атлас по описательной морфологии высших растений»; три тома его («Лист», «Стебель и корень», «Цветок»), составленные Александром Александровичем вместе со своими коллегами З. Т. Артюшенко и М. Э. Кирпичниковым, получили самое широкое признание и у нас, и за рубежами Советского Союза. Четвертый том («Соцветие») подготовлен к печати.

Большой вклад внес Ал. А. Федоров в особенно интересующий его раздел морфологии, а именно в изучение тератологии растений, подходя к ней с широких общебиологических позиций.

Нельзя не упомянуть и его интересные исследования в области систематики цветковых растений (он занимался таксономией некоторых родов розоцветных и мимозовых).

Широкий диапазон интересов и знаний Ал. А. Федорова очень облегчает ему выполнение трудной и ответственной работы в качестве главного редактора такого издания, как «Жизнь растений» — первой в нашей стране научно-популярной ботанической энциклопедии.

Александр Александрович хорошо известен как опытный организатор советской науки: с 1947 г. он был заместителем директора, а в 1962—1976 гг. — директором крупнейшего ботанического учреждения нашей страны — Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). С 1963 г. он возглавляет Научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования. преобразования и охраны растительного мира». В 1967 г., после смерти В. Н. Сукачева, на него возложены обязанности председателя Комиссии АН СССР по сохранению и разработке научного наследия Н. И. Вавилова.

Авторы этой статьи, имевшие счастье в течение многих лет работать под непосредственным руководством Александра Александровича Федорова, вероятно, больше, чем кто-либо, могут сказать об его исключительном чувстве долга, о глубокой преданности институту, о принципиальности и широте кругозора, столь необходимых для руководителя такого сложного научного учреждения, каким является БИН, об его гуманности, о способности стать выше своих симпатий и антипатий. За годы директорства Ал. А. институт успешно выполнил планы научно-исследовательских работ трех пятилеток и внес весомый вклад в развитие ботаники. При нем Институт прекрасно справился и с такой ответственной задачей, как проведение XII Международного ботанического конгресса. Всеобщее уважение коллектива института и неоспоримый авторитет среди его сотрудников явились заслуженной наградой Александру Александровичу, хотя и нигде специально не отмеченной. Но есть и официальные документы, высоко оценивающие его деятельность. К 250-летию Академии наук СССР Ал. А. Федоров награжден четвертым орденом Трудового Красного Знамени, а в Постановлении Секции химико-технологических и биологических наук Президиума АН СССР от 10 марта 1976 г. «О работе Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР» была одобрена деятельность института, отмечены «актуальность и высокий научный уровень проводимых в нем исследований и их народно-хозяйственное значение». Это постановление как бы подводило итоги 14-летней работы Ал. А. Федорова на директорском посту. Уйдя по собственному желанию с этого поста, он сохранил за собой руководство отделом растительных ресурсов, которому сможет теперь уделять гораздо больше внимания и сил. Больше будет у него возможности и для непосредственного творческого труда, для осуществления личных научных планов.

Пожелаем же нашему дорогому юбиляру долгих лет жизни, наполненных неустанной творческой деятельностью на благо советской ботаники.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ АЛ. А. ФЕДОРОВА

(1966—1976 гг.)

1966. Работы Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, представленные на Выставке достижений народного хозяйства СССР в 1964—1965 гг. Раст. ресурсы, т. 2, вып. 2 : 292—296. (Совместно с И. В. Грушвицким и С. Д. Штейнбоком).

(*Рец.*). Охрана и рациональное использование ресурсов дикой живой природы. Алма-Ата, 1966. Раст. ресурсы, т. 2, вып. 4 : 591—593.

1967. Краткий очерк жизни и деятельности Николая Ивановича Вавилова. В кн.: Материалы к биобиблиографии ученых СССР. Сер. биол. наук. Генетика. Николай Иванович Вавилов, Вып. I : 9—22.

Морфология высших растений. В кн.: Развитие биологии в СССР. М., «Наука»: 74—86. (Совместно с М. Э. Кирпичниковым).

О явлениях «правизны» и «левизны» у растений и их значении в науке и практике. Раст. ресурсы, т. 3, вып. 1 : 149—150.

Полвека изучения растительных ресурсов СССР. Раст. ресурсы, т. 3, вып. 3 : 317—329.

Растительные ресурсы и пути их рационального использования. В кн.: Развитие биологии в СССР. М., «Наука»: 345—349.

Растительные ресурсы — наше богатство. Билогия в школе, № 3 : 10—14.

Современная хемосистематика растений и возможности использования химических данных на уровне вида и внутривидовых таксонов. В кн: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. 4—7 апреля 1967 г., г. Ленинград. Тез. докл.: 22—24. (Совместно с М. Г. Пименовым).

Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 1. Раст. ресурсы, т. 3, вып. 1 : 3—16. (Совместно с М. Г. Пименовым).

1968. Памяти Модеста Михайловича Ильина. (К годовщине со дня кончины). Раст. ресурсы, т. 4, вып. 2 : 286—288.

Пути и задачи изучения эфирномасличных растений СССР. Раст. ресурсы, т. 4, вып. 2 : 145—161. (Совместно с В. С. Соколовым и Р. А. Буйко).

Тератология и закон гомологических рядов Н. И. Вавилова. Бот. журн., т. 53, № 4 : 461—469.

(*Рец.*). К. Н. Благосклонов, А. А. Иноземцев, В. Н. Тихомиров. Охрана природы. М., 1967. Раст. ресурсы, т. 4, вып. 3 : 445—446.

1969. В. Л. Комаров и развитие ботаники в СССР. (К 100-летию со дня рождения). Бот. журн., т. 54, № 10 : 1475—1483. (Совместно с А. И. Толмачевым).

Важнейшие задачи ботанического ресурсоведения на современном этапе. Раст. ресурсы, т. 5, вып. 1 : 3—11.

Влияние избытка азота на появление морфологических изменений у декоративных растений и о возможных причинах этого явления. Бот. журн., т. 54, № 12 : 1895—1909. (Совместно с М. Я. Школьником, Н. П. Васильевым и Ю. С. Смирновым).

Основателю советской фармакогнозии — Адели Федоровне Гаммерман восемьдесят лет. Раст. ресурсы, т. 5, вып. 2 : 296—299. (Совместно с А. А. Яценко-Хмелевским и В. С. Соколовым).

(*Рец.*). О. М. Полетико и А. П. Мищенкова. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л., 1967. Раст. ресурсы, т. 5, вып. 1 : 146.

(*Рец.*). Ю. Юнусов. Алкалоиды. Ташкент, 1968. Раст. ресурсы, т. 5, вып. 3 : 470—471.

1970. Ботаника. В кн.: Большая советская энциклопедия. Изд. 3-е, т. 3 : 593—596.

В. И. Ленин и рациональное использование растительных ресурсов. Раст. ресурсы, т. 6, вып. 1 : 3—6.

Медоносные и перганосные растения. В кн.: Полезные и вредные растения Ленинградской области. Изд. 2-е. Л., Лениздат : 158—164.

Состояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. Бот. журн., т. 55, № 3 : 316—330. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 2. Раст. ресурсы, т. 6, вып. 1 : 17—29. (Совместно с М. Г. Пименовым).

1971. XXIV съезд КПСС и задачи ботанического ресурсоведения. Раст. ресурсы, т. 7, вып. 4 : 481—484.

Тератологические изменения у растений, вызванные большими дозами стимуляторов роста и гербицидами, и их биохимические механизмы. Бот. журн., т. 56, № 5 : 633—646. (Совместно с Ю. С. Смирновым и М. Я. Школьником).

1972. 50-летие Советского Союза и изучение растительных ресурсов. Раст. ресурсы, т. 8, вып. 4 : 481—485.

1973. К тератологии обыкновенной кочанной капусты (*Brassica oleracea* L.). В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. М., «Наука» : 297—299.

1974. 250 лет Академии наук и развитие ботаники. Раст. ресурсы, т. 10, в. 2 : 161—168.

Дикие полезные растения и их использование. В кн.: Жизнь растений, т. 1. М., «Просвещение» : 154—162.

Охрана природы. В кн.: Жизнь растений, т. 1. М., «Просвещение» : 173—178. (Совместно с А. А. Яценко-Хмелевским).

1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., «Наука» : 1—350. (Совместно с З. Т. Артюшенко).

Природные растительные ресурсы Советского Союза и их изучение. В кн.: Тезисы докладов, представленных XII Международному ботаническому конгрессу, т. 2. Л. : 532.

1976. Природные растительные ресурсы на XII Международном ботаническом конгрессе (СССР, Ленинград, 3—10 июля 1975 г.). Раст. ресурсы, т. 12, вып. 1 : 144—148. (Совместно с В. С. Соколовым, Л. И. Медведевой, Н. И. Рябовой, Н. А. Трухалевой и О. М. Полетико).

Редактирование

А. А. Приступа. Основные сырьевые растения и их использование. Л., «Наука», 1973. (Отв. ред.).

Жизнь растений, тт. 1—2. М., «Просвещение», 1974—1975. (Главн. ред.).

Полезные и вредные растения Ленинградской области. Л., Лениздат, 1970. (Отв. ред.).

Растительные ресурсы (журнал). Л., «Наука», 1965—1976. (Главн. ред.).

Д. В. Лебедев, П. Д. Соколов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 X 1976.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 93/93 : 581.9

Х. Х. Трасс. Геоботаника. История и современные тенденции развития. «Наука», Л., 1976 : 1—252. Ц. 1 р. 69 к.

B. M. MIRKIN. H. H. TRASS. GEOBOTANY. HISTORY AND MODERN TRENDS OF DEVELOPMENT

На наших глазах происходит переоценка исторических ценностей науки: звонкие фамилии вчерашнего дня предаются забвению, работы, ранее известные узкому кругу единомышленников, внезапно попадают в число «рекордсменов цитирования». История творит свой беспристрастный справедливый суд, отбирая для будущего лишь малую толику настоящего. Периодически она говорит устами доверенных лиц — историографов, людей большого научного такта и широкой эрудиции, исследователей, взявших на себя нелегкую задачу расставить акценты в прошлом с позиций его значимости для настоящего. Автор рецензируемой монографии профессор Тартуского университета Ханс Хартмутович Трасс является именно таким «доверенным лицом истории». Лихенолог по основному профилю своей научной деятельности, он не менее широко известен как один из крупных теоретиков современной отечественной фитоценологии. Широкая эрудиция сочетается у Х. Х. Трасса с принципиальностью, логичностью и особым синтетическим складом ума, позволяющим ему легко приводить «к общему знаменателю» совокупности разрозненных исторических фактов. В этом нас еще раз убедила его новая книга, явившаяся итогом многолетней научной деятельности на поприще историографии геоботаники.

Монография Х. Х. Трасса — не единственная в этом роде. Несколько лет назад были опубликованы сводка В. Д. Александровой (1969)[1] о классификации растительности и обзор истории русской геоботаники, написанный Г. И. Дохман (1973). Однако первый обзор был составлен в плане развития идей классификации растительности, которые, несмотря на большую роль в становлении научных школ, все же не были их единственным определяющим моментом. Второй обзор охватывал только русскую фитоценологию до 1920 г. Трасс первый (причем не только в советской, но и в мировой литературе) предпринял попытку рассмотрения всей истории геоботаники, причем уделил много внимания «межшкольным взаимовлияниям». Используемая им литература огромна. В работе приведен список 556 русских и 955 зарубежных публикаций, причем этот список далеко не охватывает всей изученной литературы, так как в него включено сравнительно небольшое число избранных работ каждого обсуждаемого автора.

Историю геоботаники Трасс анализирует на фоне истории развития ботаники, биологии и всей науки в целом, рассматривая в свою очередь развитие науки как элемента надстройки над базисами общественно-экономических формаций. В книге многократно привлекаются положения марксистской диалектики для объяснения той или иной дискуссионной коллизии, но попытки подменять научные дискуссии философской софистикой, имевшие место на определенных этапах развития геоботаники в разных странах, получают у Трасса принципиально отрицательные оценки.

---

[1] Работы, цитированные Х. Х. Трассом, мы сочли возможным не включать в список литературы к рецензии.

В книге радует трезвое отношение к авторитетам. Трасс не идеализирует классиков науки, умеет видеть в каждой из концепций рациональное зерно и его отметаемую временем оболочку субъективизма. Именно в таком отношении к авторитетам кроется истинное к ним уважение, так как попытки использовать теоретическое наследие как догму рано или поздно ведут к распаду школы (что произошло, к примеру, со школой Л. Г. Раменского, ученики которого практически не развивали, а лишь пропагандировали теоретическое наследие и методы учителя).

Список имен ученых, которые внесли свой вклад в историю геоботаники, у Х. Х. Трасса весьма велик. При этом деятельность многих исследователей освещена в отдельных им посвященных разделах хрестоматийного характера. Наиболее удачными представляются очерки о И. К. Пачоском, М. Ф. Коротком, В. Л. Комарове, Н. Я. Каце, Л. Г. Раменском, Х. Глизоне, Х. Посте, Г. Дю-Рие, Р. Хульте, А. Каяндере, А. Гумбольдте, Р. Тюксене (кстати, Трасс исправил много ошибок в укоренившемся у нас транскрибировании иностранных имен; например, Найкольс вместо Никольс, Иглер вместо Эглер, и др.).

В то же время, естественно, поставив задачу столь большого масштаба, автор монографии физически был не в состоянии охватить все научные направления и на всех этапах их развития с равной полнотой. Неизбежны были некоторые упущения и спорные трактовки. Их мы и сделаем в основном предметом обсуждения рецензии в надежде, что историографические исследования Х. Х. Трасса будут продолжаться и, быть может, высказанные нами соображения окажутся ему в какой-то мере полезными.

После краткой первой главы «Историография геоботаники» (в основном перечень источников информации по истории науки) следует глава, посвященная русской и советской фитоценологии, которая является самой большой — свыше 70 страниц. Безусловно, эта же глава относится к числу наиболее удачных в книге. Автор рассматривает шесть периодов развития фитоценологии в России и СССР (истоки, время становления, фитосоциологический и фитоценотический периоды, советская геоботаника в настоящее время). Последний период показан им весьма кратко, так как еще не пройдена та необходимая историческая дистанция, после которой время позволит дать оценку жизненности ныне развиваемых концепций; все прочие периоды описаны полно. Дух жарких дискуссий, в пылу которых выковалась современная советская фитоценология, передан с глубоким пониманием исторического фона. Содержательному анализу подвергнуты социологические тенденции и теория подвижного равновесия. Четко показаны сущность различий московской и ленинградской геоботанических школ, истоки комбинационно-доминантного подхода к классификации (который автором многократно и сурово осуждается), постепенная эволюция взглядов на растительное сообщество (от его объяснения в основном взаимными отношениями между компонентами до признания примата экотопа).

В третьей главе (28 страниц) рассмотрена американская и английская геоботаника — вклад Клементса, Найкольса, Глизона, Тенсли, Грейг-Смита и других ученых. В центре главы — эволюция концепции климакса и развитие ординационной школы. Здесь автору монографии можно местами возразить. Он, в частности, считает основным положением учения Клементса аналогии климакса и организма. Р. Уиттекер (Whittaker, 1974) недавно высказал противоположную точку зрения, представляющуюся рецензенту более верной. Аналогия организма и гомеостатического сообщества является факультативным элементом учения Клементса, не затрагивающим его сути. В центре учения Клементса — идея развития растительности в направлении стабилизации структуры. Видимо, Трасс излишне резок в осуждении взглядов Клементса, так как даже в работе Уиттекера (1974), который неоднократно ранее резко критиковал Клементса (в особенности — Whittaker, 1953), намечается значительно более мягкая оценка. В конечном итоге ныне распространяется точка зрения о том, что концепции моноклимакса и поликлимакса различаются только методологически: сторонники первого направления признают окончательную конвергенцию в геологически необозримые периоды, а сторонники второго не признают конвергенции, но рассматривают сукцессию в масштабе меньшего отрезка времени. Оценивая вклад Найкольса, Трасс не пишет о том, что именно он, а не Тенсли, первым критиковал моноклимаксовые воззрения Клементса (об этом вскользь сказано несколько позже, но не в специальной статье о Найкольсе). Не останавливается автор и на последнем этапе развития идей климакса — уиттекеровской «мозаике климаксов» как заключительном этапе развития концепции поликлимакса, когда в соответствии с индивидуалистической гипотезой климакс в каждой точке рассматривается как уникальный и неповторимый. При рассмотрении английской геоботаники желательно было бы больше внимания уделять работам Кершоу, который на сегодняшний день уже имеет заслуги не меньшие, чем Грейг-Смит. Вообще, к сожалению, обзор англо-американской геоботаники практически обрывается шестидесятым годом и новые работы не получили должного освещения. Быть может, это отчасти оправдано тем, что Трасса в основном интересовала эволюция теории, а в последние 10—15 лет ни в Англии, ни в США принципиально новых положений не высказывалось, а преимущественно шло развитие методов и накопление разностороннего фактического материала.

«Геоботанике в северной Европе» автор посвятил немногим более 30 страниц. Эта ветвь развития геоботанической мысли, ныне утратившая свою оригинальность и ассимилированная наиболее «агрессивной» в мире концепцией направления Браун-Бланке, является «коньком» Трасса, уже печатавшего в виде статей интересные очерки развития скандинавской геоботаники. Не случайно, что в 5 томе «Руководства по изучению растительности» именно Х. Х. Трассом и Н. Малмером (Trass a. Malmer, 1973) на эту тему была написана специальная статья. В рецензируемой книге драматическая история школы, которая внезапно угасла вследствие неверно выбранных исходных теоретических посылок, описана наиболее полно. Хорошо показаны связь скандинавской геоботаники с русской и ее влияние на советскую фитоценологию (в особенности на идеи классификации лесов В. Н. Сукачева).

Рассмотренная в пятой главе «Франко-Швейцарская геоботаника» показана в целом объективно, но противоречивый характер концепции классификации по принципам Браун-Бланке вскрыт не до конца. Правильно признавая условность верных видов и субъективизм, возрастающий на всех этапах сбора и обработки материала, Трасс не указывает совершенно очевидных путей выхода из этого положения, которые уже наметились в современном сигматизме. В частности, среди геоботаников ГДР и Чехословакии (этим двум странам в рецензируемой книге, прямо скажем, «не повезло» — им посвящено всего по несколько строк) уже много лет получили распространение идеи классификации на основе флористических критериев, но при отказе от верных видов — переход на принцип социологических групп. В наиболее полном варианте эти идеи были раскрыты чехословацким геоботаником А. Юрко (Jurko, 1973 и др.) в виде многосторонней дифференциации растительных сообществ. Попытки вести классификацию по стенотопным видам чаще всего обречены на неудачу, так как стенотопными они оказываются только по одному фактору и в пределах ограниченного региона. Любые по широте экологического и географического диапазона диагностические блоки могут быть использованы для выделения низших синтаксонов, но у границ своего эколого-ценотического ареала. Отсутствие видов, кроме того, не менее информативно, чем присутствие. Видимо, стоило бы несколько подробнее обсудить цитируемую сводку Вестгоффа и Маареля (Westhoff, van der Maarel, 1973), содержащую обзор современного сигматизма. Этот обзор, написанный ортодоксальными последователями Браун-Бланке и Тюксена, во многом показателен для сегодняшнего состояния сигматизма, грешащего эклектикой. Не меняя сути методов сбора исходной информации, т. е. на основе субъективного типического отбора, авторы предлагают применять весь арсенал современных ординационно-классификационных количественных методов. Трасс прав, когда считает выходом из круга субъективных методов переход от типического отбора мест пробных площадей к репрезентативным выборкам. В то же время вряд ли справедлива критика монодимензиональности (одномерности) классификации сигматистов, опирающейся только на флористические критерии. Поскольку скелетом ассоциирования видов является внешняя среда, выделенные при использовании соответствующего статистического (или интуитивно-статистического, каким является метод сводных таблиц) метода группы видов несут в себе достаточную экологическую информацию. Принципы сигматизма (флористический подход) позволяют совершенствовать классификацию растительности и нуждаются лишь в частичных коррективах.

«Геоботаника в других европейских странах» (12 страниц) является шестой главой и охватывает обзор работ немецких, австрийских, польских, голландских, бельгийских, венгерских, чехословацких геоботаников. Несколько строк посвящено японской и индийской геоботанике. Нами уже отмечалось, что «не повезло» оригинальной «восточно-германской традиции» (см. Jurko. 1973). Можно было бы несколько слов сказать также и о геоботаниках Румынии.

Резюмирующей частью книги является седьмая глава — «Общая периодизации и тенденции развития геоботаники». Она открывается интереснейшим календарем событий в геоботанике начиная от Феофраста и заканчивая 1970 годом. Такого рода подборки, охватывающей геоботаническую науку в мировом масштабе, не было в литературе. Далее Х. Х. Трасс указывает шесть периодов, которые являются всеобщими и в большей или меньшей степени проявились в развитии геоботаники всех стран. Не останавливаясь на их характеристике (отметим, что эти периоды в масштабе мировой науки кажутся слишком дробными), видимо, всю историю фитоценологии можно разбить лишь на три крупных периода; каждый из них имел свою генеральную методологическую идею, с которой коррелировали и методы, и уровень накопления фактов. Первый период — предыстория (до 1910 г., когда было дано определение растительной ассоциации и, наконец, сформулировано отличие фитоценологии от географии растений). Второй — история — период инерции систематики, когда в апогее (в скрытой или открытой форме) были аналогии организма и сообщества, вида и ассоциации. Этот период завершился лишь в конце пятидесятых годов, когда, по нашему мнению, одержала победу идея континуума. Началом шестидесятых годов нужно датировать третий период — период современной геоботаники. Практически каждый из этих «макропериодов» охватывает два периода Трасса.

Очень интересно написан раздел «Научные школы». Трасс дает определение научной школы и вводит понятия научного направления («предшкола») и традиции («постшкола»). Рассматривая современную геоботанику, он отмечает и традиции распавшихся школ (московская, ленинградская, скандинавская) и активные школы (школа В. Б. Сочавы, биогеоценологическая школа В. Н. Сукачева) и многие направления. Видимо, следует согласиться с Р. Макинтошем (McIntosh, 1974), что в настоящее время крупные и устойчивые («агрессивные», т. е. поглощающие прочие) школы в понимании Х. Х. Трасса нежизненны и распадаются на более дробные и мобильные направления (кстати, Вестгофф и Маарель также отрицают наличие школы Браун-Бланке ввиду ее распада). Процессы дифференциации и интеграции научных направлений, связанных с обилием новых идей, отражают специфику современного этапа развития геоботаники и являются фактором ее прогресса.

Основную тенденцию современной геоботаники Х. Х. Трасс видит в развитии общеобъемлющих теорий строения экосистем как основы прогнозирования их поведения.

Указанные нами в рецензии спорные вопросы, естественно, не могут ухудшить общего впечатления от книги, которая для многих на долгие годы станет настольной. Отечественная (да и мировая) геоботаника получила нужную книгу. После ее прочтения невольно возникает вопрос: какой же следующий труд нужен сегодняшним геоботаникам? Очевидно, это обзор современных принципов и методов, т. е. показ тех результатов развития геоботаники, которые достигнуты благодаря сложному и противоречивому процессу ее развития, так полно и последовательно освещенному в монографии Х. Х. Трасса.

ЛИТЕРАТУРА

Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliderungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Praha), 45. — McIntosh R. P. (1974). Plant ecology (1947—1972). Ann. Mo. Bot. Gard., 61, 1. — Whittaker R. H. (1974). Climax concepts and recognition. In: Handbook of vegetation science, 8. Vegetation dynamic.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
г. Уфа.

Получено 8 VI 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 330.15 : 581.52 (517.3)

Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. VIII. Структура и динамика основных экосистем МНР. Ред. Е. М. Лавренко и Е. И. Рачковская. Изд. «Наука». Л., 1976 : 1—199. Ц. 2 р. 7 к.

B. M. MIRKIN. (A REVIEW). BIOLOGICAL RESOURCES AND NATURAL CONDITIONS OF THE MANGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC. VOL. VIII. THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF MAIN ECOSYSTEMS IN M. P. R. 1976

Очередной выпуск трудов Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР включил серию статей, написанных по результатам маршрутных исследований специалистов ботанического профиля. Как отмечается в Предисловии, работы этого выпуска группируются вокруг проблем флористики, палеоботаники, ботанической географии и ресурсоведения.

Сборник открывается статьей «Итоги флористических исследований в МНР за последние два десятилетия (1955—1974 гг.)», автором которой является В. И. Грубов — ученый, уже многие годы плодотворно работающий на поприще изучения центральноазиатской флоры. В статье показаны изменения в составе исследователей монгольской флоры, возросшая роль монгольских специалистов. Достижением является издание на монгольском языке «Определителя растений окрестностей Улан-Батора» (Жамеран и др., 1972).[1] Большую роль в концентрации усилий для дальнейшего изучения флоры МНР играет издание многотомной серии «Растения Центральной Азии». После выхода «Конспекта флоры МНР» (Грубов, 1955) список монгольской флоры пополнился многими новыми таксонами. Если в «Конспекте» указано 1877 видов (552 рода, 97 семейств), то после выхода «Дополнений и исправлений к „Конспекту флоры МНР“» (Грубов, 1972) в списке флоры сосудистых растений Монголии появились еще 213 новых видов, 23 рода и 3 семейства. Автор пишет об изменениях ботанико-географических представлений о Монголии, происшедших в результате накопления новых флористических данных. Приводится перечень восьми труднодоступных районов Монголии, где возможны новые ценные флористические находки.

---

[1] Публикации, цитируемые авторами сборника, не включены в список литературы, приведенный в конце рецензии.

Статья позволяет видеть тот несомненный прогресс, который характерен для изучения флоры МНР. Заметим, что во многом этот прогресс связан именно с энергией и эрудицией самого В. И. Грубова.

Монгольский лихенолог У. Цогт выступает с большой статьей «Напочвенные лишайники района Прихубсугулья МНР». Остается только радоваться тем успехам, которых достигли современные молодые ботаники МНР. Цогт описывает 88 видов лишайников, из которых 17 являются новыми для лихенофлоры Монголии.

Палеоботаническим исследованиям в рецензируемом сборнике посвящены две статьи — П. Б. Виппера, Н. И. Дорофеюк, Е. П. Метельцевой, В. Т. Соколовской, К. С. Шулия «Опыт реконструкции растительности Западной и Центральной Монголии в голоцене на основе изучения донных отложений пресных озер»; Л. В. Голубевой «Растительность Северо-Восточной Монголии в плейстоцене и голоцене». Помимо традиционного для палеоботаники изучения пыльцы, авторы использовали также результаты анализа остатков ветвистоусых рачков и водорослей, что делает их выводы более убедительными и аргументированными. Обе работы сообщают новые сведения об изменениях характера растительности в антропогене в связи с изменениями климатических условий.

Работы ботанико-географического цикла составляют основное ядро рецензируемого сборника. Статья И. А. Банниковой и О. И. Худякова «Почвенно-растительные подпояса лесного пояса юго-восточного Хангая» показывает закономерности высотной смены лесов в условиях этого района Монголии. Работа, как и рассмотренное ниже исследование Ю. Г. Евстифеева и Е. И. Рачковской, — комплексная и сочетает данные о растительности и о почвах. Авторы выделяют три высотных подпояса лесного пояса (подтаежный, нижний таежный, верхний таежный) и обосновывают их изменением уровня вечной мерзлоты и температурного режима. Анализируются причины мозаичности живого напочвенного покрова Хангайских лесов, явления инверсии высотных закономерностей распределения лесных сообществ.

Достоинством работы Банниковой и Худякова является приведение полных фактических материалов (семи описаний растительности и соответствующих описаний почвенного профиля и результатов химических анализов послойных образцов почв). Такие материалы для сравнительно слабо изученного района, где выполнена работа, представляют интерес уже сами по себе. Интересны и выводы, сделанные в статье. В то же время нельзя не отметить, что объем исходных данных для серьезного обоснования расчленения лесного пояса на подпояса и выявления связи между почвами и растительностью слишком мал. При большем числе описаний, соответствующей процедуре обработки сводных списков с привлечением флористических критериев и показом дифференциальных видов в более читаемой форме в виде сводных таблиц (авторы статьи расположили виды по алфавиту) схема расчленения лесного пояса в северо-восточном Хангае (в целом верная, хотя и интуитивная) стала бы и убедительнее, и обоснованнее. Следует вспомнить рекомендации III Всесоюзного совещания по классификации растительности, которое проходило в 1971 г. в Ленинграде. В Резолюции этого совещания зафиксированы новое определение ассоциации с использованием не только доминантных, но и флористических критериев и необходимость обоснования каждой выделяемой единицы несколькими описаниями.

Статья З. В. Карамышевой и Д. Банзрагча «Растительность хребта Хан-Хухийн-Ула в южной части Убсунурской котловины» — образец глубокого ботанико-географического анализа сложной растительности самого западного отрога Хангая, где происходит столкновение западных и восточных элементов флоры и благодаря пустынному окружению типичные степные виды образуют, казалось бы, совершенно невероятные сочетания с доминантами-пустынниками. Работа включает описание основных поясов в растительности хребта и окружающих его пространств, характеристику колонок поясности для северного и южного макросклонов, геоботаническую карту, список интереснейших флористических и фитоценотических находок (вплоть до описания сообществ с ковылем *Stipa rubens* — типичного элемента степей Казахстанского типа).

За весьма кратким описанием этих вопросов стоят интереснейшие и обширные фактические материалы, и можно лишь пожелать авторам в самом скором времени выполнить их полную обработку, опубликовав монографию о растительности этой уникальной горной системы.

Ю. Г. Евстифеев и Е. И. Рачковская в статье «К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покровов в южной части МНР» ставят задачей выяснить соотношение единиц почвенной и фитоценотической классификации, причем этот вопрос решается как на уровне низших, так и высших единиц. Авторы выделяют четыре подзоны (без интерпретации их единицами геоботанического или почвенного районирования) — пустынных степей на бурых пустынно-степных почвах, остепненных пустынь на бурых остепненно-пустынных почвах, настоящих пустынь на серо-бурых почвах, крайне-аридных пустынь на серо-бурых почвах. Три первые подзоны имеют «свои» доминирующие единицы классификации растительных сообществ — пустынные степи, остепненные и типичные пустыни, а четвертая выделена по иному ландшафтному критерию: те же сообщества типичных пустынь в этой подзоне исчезают с плакоров и переходят в условия разного рода понижений, в первую очередь сайров. Эта схема представляет большой интерес и для почвоведов, и для геоботаников, и для многих специалистов смежных наук, связанных с работой в условиях пустыни Гоби. Неясно лишь, почему авторы не интерпретировали ранги выделенных подзон. Для этого у них были все основания, и такая интерпретация облегчила бы решение дискуссионных вопросов о границе степей и пустынь в Центральной Азии.

Во второй части статьи авторы приводят весьма интересную индикационную схему, включающую 12 описаний растительных сообществ с показом их синтаксономической принадлежности (ассоциация, группа ассоциаций, класс ассоциаций, формация) и сопряженных с этими сообществами единиц почвенной классификации. Схема является лишь иллюстрацией, так как маршруты авторов позволили им как бы интуитивно выявить связи почвы и растительности на значительно большем числе случаев. В экстремальных условиях пустынь, естественно, эти связи оказываются более жесткими и надежными, чем в условиях более благоприятных климатов. И все же, может быть, не следовало быть столь категоричными в выводах, где постулируется абсолютная сопряженность единиц почвенной и геоботанической классификации для большинства случаев. В современной географической литературе эта точка зрения ныне вызывает самые резкие возражения (Арманд, 1975).

Работа Е. А. Волковой «Влияние петрографического состава пород на растительный покров и индикаторная роль растительных сообществ в мелкосопочниках южной части МНР» развивает вторую часть статьи Евстифеева и Рачковской применительно к геологически пестрым ландшафтам гобийских мелкосопочников. Автор рассматривает пять рядов петрофитных сообществ (евпетрофитный, кальцефитно-петрофитный, кальцефитно-псаммопетрофитный, галофитно-петрофитный, галофитно-псаммопетрофитный) в четырех выделенных Евстифеевым и Рачковской подзонах. Для некоторых вариантов рассмотрены еще подварианты в зависимости от геологической породы, вызывающей защебненность субстрата (базальты, туфы, мраморизованные известняки и т. д.). Подварианты в пределах подзоны различаются по ареалу географического проявления на Общегобийский, Заалтайско-Алашаньский, Алашаньско-Восточногобийский и т. д. Как бы в точке координат этого четырехмерного пространства помещены индикаторные ассоциации и списки их характерных видов. Известно, что чем больше факторов контролирует распределение видов, тем сложнее установить связь с ними, поэтому, просматривая интересные схемы Волковой, подсознательно начинаешь искать какие-нибудь статистические гарантии, подтверждающие объективность установленных закономерностей.

Индикационные исследования, публикуемые в этом сборнике, во многом спасает от критики новизна объекта и крайне сложные условия для сбора массового материала, без которого немыслимы статистически обоснованные выводы. Быть может, в будущем, опираясь на результаты этих качественных исследований, сами авторы или их последователи смогут количественно обосновать уровень связи растительности и почв в уникальных физико-географических условиях пустыни Гоби.

Сборник завершает статья Л. П. Марковой, Л. М. Беленовской, Т. П. Надеждиной, В. С. Синицкого, Х. Тумбаа, У. Лигаа, Ж. Гала, Г. А. Фокиной, Л. А. Щелоковой «Обследование растений флоры Монгольской Народной Республики на содержание биологически активных соединений». Более чем для 200 видов (причем для многих в разные фазы вегетации и в разных районах) установлены присутствие и отсутствие кумаринов, флаваноидов и тритерпеноидов. Эта статья будет особенно полезна ботаникам Монголии, где использование биологически активных веществ растений в народной медицине является давней традицией.

Рецензируемый сборник является несомненным вкладом в изучение флоры и растительности Монгольской Народной Республики и иллюстрацией крепнущих советско-монгольских ботанических связей.

ЛИТЕРАТУРА

Арманд Д. Л. (1975). Наука о ландшафте.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР,
г. Уфа.

Получено 4 X 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.0001.2 (474.2)

Some Aspects of Botanical Research in the Estonian S.S.R. (Аспекты ботанических исследований в Эстонской ССР.

Ред. Л. Лаасимер. Тарту. 1975 : 1—237. Ц. 1 р. 69 к.).

B. M. MIRKIN. (A REVIEW)

«Хотя Эстонская ССР невелика по площади и числу исследователей, она имеет устоявшиеся ботанические традиции». Эти слова редактора сборника Л. Лаасимер (стр. 26) могут быть поставлены в качестве своеобразного эпиграфа рецензируемого издания. Среди многочисленных традиций эстонских ботаников нельзя не отметить регулярные выпуски сборников Трудов к международным ботаническим конгрессам, которые являются отчетами перед мировой ботанической общественностью. Настоящий сборник продолжает серию «конгрессных» изданий: он выпущен к XII Международному ботаническому конгрессу (МБК) в Ленинграде и отражает результаты тех исследований, которые были выполнены в в 1971—1975 гг., т. е. за время, прошедшее между XI и XII МБК.

Основные направления ботанических исследований Эстонии рассматривает Л. Лаасимер (стр. 26—38), тем самым как бы предваряя содержание сборника и обобщая его наиболее важные теоретические положения. Подчеркивается полнота выявления флоры Эстонии (как цветковых, так и споровых растений), широкое развитие стационарных исследований в рамках Международной Биологической Программы (в Эстонии под руководством Т. Фрея создан координационный орган «Picea» для руководства исследованиями биологической продуктивности ельников на территории всего Советского Союза), отмечены эффективные исследования по охране природы.

Общая характеристика растительности республики содержится в статьях М. Каска и Л. Лаасимер «Ботаническая характеристика экскурсионного маршрута по Эстонии» (стр. 7—25) и Ю. Эйларта «Материалы к ботанико-географическому подразделению Прибалтийских республик» (стр. 54—61). Эйларт предлагает районировать советскую Прибалтику на основе флористических критериев — по соотношению во флоре субокеанических, субконтинентальных и центральноевропейских элементов. Приводимая им схема провинциального и субпровинциального разделения выглядит вполне обоснованной, так как флористические критерии в большинстве случаев оказываются более надежными при районировании, чем чисто фитоценотические, например господство одной из формаций. Описание маршрута по Эстонии, вероятно, было бы целесообразно опубликовать в виде отдельного путеводителя, однако оно вполне уместно и в этом сборнике. Авторы столь тщательно подобрали сведения о флоре, растительности и факторах среды республики, что их статья из путеводителя переросла в квалифицированный очерк растительности.

XII МБК прошел под лозунгом охраны растительного мира, и потому понятно то внимание, которое уделили составители и авторы сборника вопросам охраны природы. Общие ее вопросы рассмотрены К. Сандером (стр. 74—89), который характеризует категории воздействия человека на флору — антропургические флорорегуляцию и флорогенез, намечает основные направления исследований по охране флоры и дает классификацию видов, нуждающихся в защите. Л. Лаасимер (стр. 62—73) указывает основные типы природных сообществ, которые должны быть взяты под охрану. Ю. Мартин и X. Тамм (стр. 90—96) на примере растительности парков Эстонии обсуждают вопрос о создании антропотолерантной растительности, способной выдерживать натиск развивающейся цивилизации. Все три сообщения по природоохранительной тематике служат свидетельством эффективности работы эстонских ботаников в этом направлении.

В комплексе исследований эстонских ботаников особую роль играют работы по теории фитоценологии, в истоках которых лежат ставшие классическими работы Т. Липпмаа. Среди эстонских теоретиков особенно выделяются Мазинг и Трасс. Весьма примечательно, что первый является болотоведом, а второй — лихенологом, и теория фитоценологии является для них как бы «дополнительным» научным профилем. Однако работы В. Мазинга по системологии и X. Трасса по историографии геоботаники играют в нашей стране такую роль, что порой задумываешься, что же является для этих ученых «основным», а что «дополнительным» научным профилем?

Новая статья В. Мазинга (стр. 97—108) подводит итог его исследованиям фитоценоза и биогеоценоза как биологических систем. В статье содержатся ценные положения общефилософского характера, что привлечет к ней внимание биологов самых различных специальностей и философов. Обсуждение разработок Мазинга будет вполне уместным на методологических семинарах по философии биологии. На уровнях от органеллы до биосферы и на всех ступенях эволюции от прокариотоценоза до топоценоза (т. е. от форм существования доклеточных коагулянтов до наземных развитых биогеоценозов) рассмотрены основные признаки биологических систем — автономность, регуляция, внутренняя структура (характер подсистем — дополняющих или замещающих). Приводится схема связи биологических систем разных уровней.

Учитывая, что рецензируемое издание является довольно редким, целесообразно повторно опубликовать статью Мазинга в одном из центральных журналов, что сделает публикацию доступной для самых широких кругов биологов.

Статье X. Трасса «Некоторые классификационные проблемы скандинавской фитоценологии» (стр. 188—223) предпослано краткое предисловие, из которого мы узнаем историю ее написания. При подготовке 5 тома «Руководства по изучению растительности» статьи об упсальской школе были независимо написаны X. Трассом и шведским ботаником Н. Малмером. Редактор издания Р. Уиттекер объединил их, что, естественно, повлекло сокращение той и другой статей. Публикация в сборнике — полный текст статьи Х. Трасса. Трасс подробно характеризует вклад в развитие фитоценологии К. Линнея, Х. Поста, Р. Хульта, Р. Сернандера, Г. Дю-Рие, рассматривает концепции границ фитоценозов, минимум-ареала, константных видов, классификационные единицы, методические подходы (метод социаций и метод синузий), приводит примеры конкретных классификаций растительности и показывает вклад упсальцев в развитие современной фитоценологии. Это наиболее полное изложение принципов и методов упсальской школы, что делает статью Трасса особенно ценной для педагогов, читающих специальный курс геоботаники в университетах.

Экспериментальные и стационарные исследования сконцентрированы в Институте зоологии и ботаники АН ЭССР. В сборнике опубликованы две работы из цикла «Picea» (Т. Фрей — стр. 158—168; А. Каллис и Х. Тооминг — стр. 169—187) и статья К. Порка об аллелопатических взаимовлияниях в луговом фитоценозе (стр. 137—157).

Т. Фрей рассматривает возможности калориметрических исследований при изучении закономерностей биологической продуктивности. Этот подход достаточно широко распространен за рубежом, но в СССР практически исчерпывается работами группы, возглавляемой Фреем. Приводимые им данные об энергоемкости различных фракций биологической продуктивности еловых лесов Эстонии являются совершенно новыми в мировой литературе. Ценно и то, что Фрей рассмотрел их на фоне данных других авторов и построил некий калориметрический градиент от тропических лесов до эстонских ельников. По этому градиенту энергоемкость биомассы деревьев возрастает в направлении юг—север.

А. Каллис и Х. Тооминг использовали информационный аппарат для показа зависимости биомассы компонентов фитоценозов от ФАР (фотосинтетически активной радиации) и некоторых других факторов среды. Эти исследования самым непосредственным образом связаны с предыдущими работами Т. Фрея, который одним из первых в СССР начал использовать информационный аппарат для количественного выражения связей внутри биогеоценоза.

Аллелопатия долгие годы является предметом многочисленных дискуссий. Апогей интереса к химическим взаимовлияниям между растениями отмечался в нашей стране в конце пятидесятых — начале шестидесятых годов. Затем наметился определенный спад исследований в этой области. Никто не сомневался в существовании аллелопатических агентов, но трудно было доказать, что их действие может проявляться в естественных фитоценозах, где нет ни чашек Петри, ни концентрирующих коллины стеклянных колпаков, а действуют вода, ветер, разрушающие вещества микроорганизмы и множество более сильных факторов (конкуренция, закономерности размножения, случайности, связанные с историей участка, микровариации среды и т. д.), которые маскируют и подавляют аллелопатические эффекты. Исследования К. Порка выполнены на высоком методическом уровне и с большой тщательностью. Однако и они не могут пролить свет на роль аллелопатии в организации растительных сообществ. Порк делает вывод крайне осторожно: аллелопатия не может обусловливать флористическую композицию, но является фактором создания горизонтальной микроструктуры в фитоценозе, однако экспериментальные данные для этого заключения, строго говоря, не приводятся. В одном варианте эксперимента Порк доказывает наличие аллелопатии (анализ влияния водных вытяжек на культуры луговых растений), в другом — методами межвидовых сопряженностей (на площадках 0.25—0.5 дм^2) устанавливает наличие сопряженных групп видов, которые считает отражением ценоячеек. Прямых данных об аллелопатической обусловленности сочетаний видов автор не приводит, в чем его трудно обвинить: до сих пор нет надежного метода для изучения аллелопатии в естественных сообществах.

Две статьи — А. Райтвир и Х. Трасса (стр. 39—45) и Е. Кукка и М. Порк (стр. 33—38) — посвящены обзору достижений в области микологии, лихенологии и фикологии. М. Порк (стр. 46—53) выступает также с интересной статьей о фитоценозах диатомей, рассматривая два уровня экотопически обусловленной ассоциированности, определяемой различиями зон внутри одного озера и различиями разных озер. Такие примеры последовательно фитоценологического анализа планктона встречаются в литературе довольно редко. В. Мазинг (стр. 124—136) опубликовал в сборнике также статью о классификации болотных комплексов, Л. Рейнтам — о новой почвенной классификации (стр. 109—123). Последняя статья представляет несомненный интерес, но целесообразность ее включения в ботанический сборник сомнительна (несмотря на то что растительность является фактором формирования почвы).

Публикацией нового сборника эстонские геоботаники еще раз продемонстрировали свои большие возможности, их успехи во многом определяются не только высокой квалификацией и одаренностью исследователей, но и четкой координацией и умелой расстановкой исследовательских сил на самых ответственных и актуальных участках фронта ботанических исследований.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР,
г. Уфа.

Получено 26 I 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 : 581.524.4 $(4+{}^{7}/_{8})$

D. Mueller-Dombois, H. Ellenberg. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York, ed. J. Wiley and Sons, 1974 : 1—567. (**Д. Мюллер-Домбойс, Х. Элленберг.** Цели и методы экологии растительности, 1974)

B. M. MIRKIN, G. S. ROZENBERG. (A REVIEW)

Международные контакты являются одной из особенностей современного этапа развития науки вообще, и фитоценологии[1] в частности. Рецензируемое издание, как явствует из предисловия, написанного Ф. Р. Фосбергом (F. R. Fosberg), имеет задачей наведение мостов между западноевропейской и англо-американской фитоценологией. За основу книги принята популярная работа Х. Элленберга (Ellenberg, 1956),[2] которая дополнена его соавтором основными принципами и методами, используемыми англо-американскими исследователями. Советская наука в основном остается за рамками интересов авторов книги, которые во «Введении» пишут о том, что для нее характерны простые и быстрые методы изучения больших территорий, что, с их точки зрения, является уже пройденным этапом для основного контингента читателей книги. Несмотря на то что в тексте имеются ссылки на работы В. Н. Сукачева, Л. Г. Раменского, В. В. Алехина, Б. А. Келлера, Н. В. Дылиса и А. М. Гродзинского, отказ от попытки более полно использовать советскую литературу обеднил книгу. Именно советские исследователи, проявляющие большой интерес к работам зарубежных коллег, уже не раз решали задачу «наведения мостов» (Александрова, 1969; Василевич, 1969; Трасс, 1976). В ряде вопросов (например, в изучении флюктуационной изменчивости, возрастного состава ценопопуляций) работы советских исследователей не имеют эквивалентов в зарубежной литературе (Работнов, 1957, 1969). Книгу обедняет и отсутствие ссылок на работы советских исследователей по картографии растительности, которые достигли немалых успехов в этой области (см. обзор: Грибова, Исаченко, 1972).

---

[1] Фитоценология — синоним «vegetation ecology», и в дальнейшем мы будем использовать этот привычный для советского читателя термин.

[2] В список литературы, использованной нами, не включены работы, которые процитированы в рецензируемой книге.

Монография имеет четкую структуру — разделяется на 5 частей, 15 глав и более чем 90 разделов, значительная часть которых разбита еще и на подразделы. Наличие, кроме того, авторского и предметного указателей делает ее удобочитаемой и позволяет легко находить ответ на интересующие вопросы.

Первая часть («Общие положения») состоит из четырех глав: «Введение — основные концепции» (стр. 3—9), «Теоретические основы и основные тенденции развития фитоценологии» (10—21), «Гипотезы о природе растительных сообществ» (22—30) и «Соображения по поводу учетов растительности» (31—44).

Основные концепции изложены достаточно традиционно. Наиболее ценным в этой части является, пожалуй, анализ европейской и англоамериканской терминологии, выполненный в форме таблицы синонимов. Рассмотрены 10 основных направлений фитоценологии: географическо-описательное, системно-типологическое, экологическое, экспериментально-динамическое, математико-статистическое, ареало-географическое, историческое, картографическое, прикладное и экосистемное.

Среди гипотез о растительном сообществе описаны организменная (в трех вариантах — прямых аналогий Ф. Клементса, косвенных аналогий А. Тенсли и классификационных идей Й. Браун-Бланке) и индивидуалистическая, автором которой назван Х. Глизон, а не Л. Г. Раменский (хотя далее на стр. 331 упоминаются работы этого исследователя, первым сформулировавшего принцип непрерывности растительного покрова). Подчеркнуты различия между англо-американскими и европейскими учеными в выборе основного признака для выделения сообществ (доминанты и флористические критерии), обсуждается вопрос о конкретных и абстрактных единицах растительности. Сложность учетов растительности авторы видят в необходимости при использовании любого из способов получения выборок (и рендомизированных и типических) субъективно определять границы контура (сегмента), в котором будет выполнено обследование. Предлагается различать способы учета растительности для разных целей. Пробные площадки для целей классификации должны быть гомогенными, большими, учет видов — качественный (присутствие—отсутствие или малое число градаций обилия—покрытия); для ординации гомогенность оценивается только по доминантам, величина размера площадки не играет особой роли, но необходим количественный учет для каждого вида. Нам представляется, что различия данных для ординации и классификации в рецензируемой монографии гипертрофированы. Одни и те же материалы в принципе могут быть использованы и для целей классификации, и для целей ординации, так как в равной степени возможны классификация на основе количественных данных и ординация по качественным. На сегодняшний день уже нет единого метода ординации в той же мере, как нет и единого метода классификации.

Вторая часть книги («Анализ растительности в поле») включает три главы: «Учет растительности методом описаний» (стр. 45—66), «Количественный учет видов» (67—92) и «Метод пересчетных квадратов (count-plot) и бесплощадочные методы учета» (93—138). В этой части книги ее «синтетический» характер ощущается в наиболее полной мере, так как рядом с классическим качественным методом описаний, развитым школой сигматистов, много внимания уделено количественным расчетам встречаемости (с рассмотрением вопросов оптимизации числа площадок и их размера), определению покрытия глазомерно и инструментально (с использованием разного рода рамок и игл), бесплощадочным методам учета, которые по своей природе наиболее соответствуют принципу непрерывности.

Подробно обсуждается вопрос о минимальном ареале и его выявлении по кривой число видов/площадь, о связи минимального ареала с числом малых площадок, закладываемых для определения. Авторы интересно трактуют различия подходов европейских и американских ценологов к лесной растительности, что связывается с особенностью объектов исследования. Европейские леса бедны древесными доминантами, и потому при традиционном описании большее внимание уделяется травяному ярусу. Американские леса полидоминантны, древесный ярус сам по себе имеет достаточное количество индикаторов условий среды и сукцессионных стадий, поэтому именно в США был развит целый ряд методов количественного учета деревьев как с использованием площадок, так и без них — различными дистанционными методами. Оценивая в целом вторую часть книги, нельзя не отметить, что узловой вопрос о минимальном ареале трактован упрощенно, несмотря на признание принципиальной возможности работы с площадками меньшего, чем минимальный ареал, размера. В советской литературе, в частности в сводке В. И. Василевича (1969), можно найти значительно более полную и реальную картину неизбежных сложностей, с которыми геоботаник сталкивается при обосновании размера учетной единицы в связи с непрерывной природой растительности. Интересен также детерминистский подход, развитый А. А. Урановым (1966 и др.), с помощью которого определяется зависимость количества видов от площади учетной единицы.

Третья часть книги («Классификация и ординация растительности») состоит из трех глав: «Структура растительности, классификационные единицы и системы» (стр. 139—176), «Классификация растительности методом таблиц» (177—210) и «Математическая обработка данных о растительности» (211—304). Достаточно подробно рассмотрены основные признаки структуры растительности — жизненные формы и их спектр, стратификация биомассы и профильные диаграммы, фенологические спектры. Далее авторы обсуждают общие вопросы классификации, показывая невозможность создания одной системы, пригодной для всех целей. Как равные рассматриваются физиономические, экосистемные, доминантные и флористические классификации.

Подробно описана ставшая классической система обработки сводных списков по Х. Элленбергу (Ellenberg, 1956), уже хорошо известная советскому читателю по подробному изложению этой техники в монографии В. Д. Александровой (1969). Высказывая соображения об относительности понятия «характерный вид» и вытекающих из этой коллизии классификационных сложностях, к сожалению, авторы ни одним словом не касаются работ некоторых восточногерманских (ГДР) и чехословацких геоботаников (см. обзор: Jurko, 1973). Эти исследователи указывают конкретные выходы из создавшегося положения путем перехода на более гибкую систему эколого-социологических групп и многосторонней дифференциации.

Рассмотрение математических методов, с нашей точки зрения, перегружено азбучными истинами (например, разъяснением четырехпольной таблицы, расчетом $\varkappa^2$ и коэффициентов Жаккара и Съеренсена и т. д.). Излагаемые классификационные алгоритмы Д. Гудола (Goodall, 1953) и В. Вильямса и Д. Ламберта (Williams, Lambert, 1959, и др.) имеют достаточно ограниченное применение на практике, так как их монотетическая логика противоречит природе растительного сообщества, там где развиты явления неполночленности. Об этом авторы, к сожалению, не пишут. Описаны два алгоритма для обработки фитоценологических таблиц по Браун-Бланке с использованием ЭВМ, основанные на работах Г. Спаца (Spatz, 1970, и др.). В первом алгоритме происходит «пересортировка» строк (видов) таблицы, отбрасываются виды высокого и низкого постоянства, вычисляется модифицированный коэффициент сходства Жаккара некоторого описания со всеми остальными, задается граница достаточного сходства (в работе — 20%) и проводится процедура, напоминающая классификационный метод П. В. Терентьева (1959) и технику В. И. Василевича (1971) и Б. Н. Норина (1971). Сравнение результатов метода таблиц и алгоритмизированной техники не дало хорошего совпадения, что в первую очередь следует отнести за счет общеизвестных недостатков этих методов. Объединение лишь по крупным связям приводит к нерациональному использованию всей имеющейся информации; кроме того, не учитывается выборочный характер показателя сходства, доверительные интервалы которого при малой выборке (25 описаний) могут быть достаточно широки. Все это не позволяет считать методы классификации, подобные первому алгоритму Спаца, соответствующими объекту геоботаников. Второй алгоритм во многом избавлен от названных выше недостатков, так как классификация описаний происходит по соотношению групп дифференцирующих видов. Этот алгоритм представляет для геоботанической практики большой интерес, и на него следует обратить внимание советским исследователям. Как положительный момент следует отметить тот факт, что авторы тщательно «обыгрывают» разными методами один пример: 25 описаний и 94 вида.

Из числа ординационных методов рассмотрены методы висконсинской школы (одномерные и многомерные) и факторный анализ (прямая ординация — градиентный анализ — рассматривается в следующей части книги). Описание этих методов становится традиционным в публикациях последних лет. Значительно больший интерес представляли бы сравнение и исследование их эволюции подобно тому, как это было сделано Р. Уиттекером и Х. Гаухом (Whittaker, Gauch, 1973). На этой основе можно было бы более глубоко проанализировать связь европейских и англо-американских школ (что, как подчеркивали авторы, является одной из главных целей данной монографии).

Четвертая часть книги («Пространственные и временные факторы, объясняющие мозаику растительности»), посвященная преимущественно вопросам теории, состоит из четырех глав: «Изучение корреляций между условиями среды и растительностью» (стр. 305—334), «Каузально-аналитические подходы к процессам формирования растительных сообществ» (335—369), «Сукцессии, климакс и устойчивость» (370—410) и «Растительность и картографирование» (411—440). Обсуждаются два наиболее ярких достижения европейской и американской фитоценологии — метод экологических шкал Х. Элленберга и градиентный анализ Р. Уиттекера, ландшафтные классификации и целый ряд вопросов, связанных с формированием растительных сообществ. Растительное сообщество рассмотрено как функция пяти переменных: флоры, возможности зачатков достигнуть местообитания (accessibility), особенностей видов, условий местообитания и времени. Среди прочих факторов, влияющих на существование фитоценоза, рассмотрены отчуждение растительной массы животными, конкуренция, физиологический и экологический оптимум вида (по блестящим экспериментальным работам Х. Элленберга), аллелопатия. При оценке роли химических взаимовлияний как факторов контроля фитоценозов авторы проявляют известную двойственность, и читатель не находит четкого ответа на вопрос, важен ли этот фактор или нет. В этом отношении в советской литературе анализ роли аллелопатии, выполненный Т. А. Работновым (1974), кстати, по тем же публикациям школы К. Мюллера, которые обсуждают авторы, оказывается более глубоким и убедительным. Обсуждаются также различные эволюционные моменты, способные облегчить причинный анализ существующей растительности (взаимоотношения видов, видовое разнообразие, взаимосвязь структуры и функции).

Сукцессии трактованы авторами весьма широко. Здесь мы встречаемся не только с типичными первичными сукцессиями Клементса, но и с ретрогрессией растительности. Кратко рассмотрены методы изучения сукцессий, концепции моноклимакса и поликлимакса, признаки стабильности фитоценозов. К сожалению, авторы не рассмотрели третью концепцию, являющуюся дальнейшим развитием идеи поликлимакса — климакс как мозаика в понимании Р. Уиттекера (Whittaker, 1974). Вопросы стабильности освещены в современной литературе также несравненно более полно (Odum, 1971).

Вопросы геоботанического картографирования (задачи, масштабы, методы, теоретические подходы Д. Коппа, Э. Браун-Бланке, Е. Шмидта и Е. Айхингера), как указывалось, рассмотрены без учета достижений советских геоботаников.

Книгу завершает пятая часть, состоящая всего из нескольких страниц «Заключения» (стр. 441—445) и четырех приложений: ключа для определения жизненных форм по К. Раункиеру, проекта эколого-физиономической классификации растительных формаций Земли (составленного рабочей группой ЮНЕСКО) и двух ключей-легенд к геоботаническим картам (Южный Цейлон и Южная Манитоба). В «Заключении» авторы говорят о задачах, стоящих перед фитоценологией, и необходимости дальнейшего синтеза методов европейских и англо-американских исследователей.

Рецензируемая книга — большой и нужный труд, во многом облегчающий обмен принципами и методами между фитоценологами разных стран и ориентацию в обширной фитоценологической литературе (библиография к книге состоит из 424 наименований). Как во всякой большой работе, в ней есть свои достоинства и недостатки. Достоинством ее является широкий охват концепций и методов (хотя такие вопросы, как внутрифитоценотическая горизонтальная структура и геоботаническая индикация, все же выпали из поля зрения авторов), недостатком — несовременность подачи материала по ряду разделов, включение в нее многих сведений учебного характера, излишних для специалиста-геоботаника.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1971). К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. В кн.: Полевая геоботаника, 4. — Норин Б. Н. (1971). Использование коэффициентов сходства для классификации микрогруппировок лесотундры. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Работнов Т. А. (1957). Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 62, 5. — Работнов Т. А. (1969). Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Работнов Т. А. (1974). О современном состоянии изучения аллелопатии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 4. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника. История и современные тенденции развития. — Уранов А. А. (1966). Число видов и площадь. Тр. МОИП, 27. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Praha), 45. — Odum E. P. (1971). Fundamentals of ecology. — Whittaker R. H. (1974). Climax concepts and recognition. In: Handbook of vegetation science, 8. Vegetation dynamics. — Whittaker R. H., H. G. Gauch. (1973). Evolution of ordination techiques. In: Handbook of vegetation science, 5. Ordination and classification of vegetation.

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
г. Уфа.

Получено 28 IX 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 002 : 582.736

Г. П. Яковлев

НОВЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ ИЗДАНИЯ ПО РАСТЕНИЯМ ПОРЯДКА БОБОВЫХ (*FABALES*)

G. P. YAKOVLEV. (A REVIEW). NEW INFORMATIONAL EDITIONS ON THE PLANTS OF THE ORDER *FABALES*

Ботаническая литература пополнилась двумя новыми изданиями, специально посвященными представителям порядка бобовых (*Fabales*). Одно из них, по предложению американского специалиста по бобовым М. К. Аройо, названо «The Bean Bag» (может быть, это эквивалентно русскому «Все о бобовых») и издается Ричардом Кованом (R. Cowan) и Чарльзом Гунном (Ch. Gunn) в США. Идея организации подобного издания, суть которого определена подзаголовком «Текущие исследования по бобовым», возникла в 1973 г. на I Международном конгрессе по систематике и эволюционной биологии (Колорадо). Первый номер бюллетеня увидел свет в мае, второй — в ноябре 1975 г. Последующие номера будут публиковаться раз в полгода.

Издание носит информационный характер (типа информационных писем) и касается только вопросов систематики бобовых. Материалы для информационных писем издатели надеются получать от специалистов, интересующихся порядком бобовых (так я перевел английское «legumelovers»). С этой целью предполагается помещать в каждом номере (в первых двух номерах это уже сделано) специальную анкету с рядом вопросов, касающихся научных планов на ближайшие полгода, новых публикаций, заявок на получение литературы, семян для исследования, проводимых экспедиций и т. д.

Первые два номера,[1] отпечатанные ротапринтным способом (в будущем не исключен типографский набор), помимо краткой справки исторического характера, содержат информацию об изучении тропических бобовых Аргентины, начатом под руководством А. Буркарта. Сообщается о выходе 2-го тома «Soybean Genetics Newsletter», подготовленного Р. Пальмером из Айовы, о составлении Р. Полхилом перечня родов порядка *Fabales*. Этот перечень будет подготовлен и разослан специалистам в течение 1976 г. Приведены список лиц и организаций, выразивших желание получать «The Bean Bag», их адреса и основные научные интересы. В этом списке значатся 113 ботаников и 4 библиотеки. В него включены несколько советских ботаников: В. Осетров (Киев), А. Станкевич (Ленинград) и автор этой заметки.

Другое издание по бобовым носит также информационный характер. Краткая история его создания такова.

В 1973 г. по инициативе Ж. Вассаля (J. Vassal, Франция) была создана международная группа по изучению мимозовых. Он же возглавил секретариат этой группы. В настоящее время в ней около 50 членов. В сентябре 1974 г. в Женеве состоялся 1-й коллоквиум, организованный группой. 2-й коллоквиум состоялся в Кью в начале июля 1975 г.

Группа выпустила три бюллетеня,[2] отпечатанных на ротапринте. Последующие бюллетени будут выпускаться по мере накопления материалов. Группа создана для международного сотрудничества по вопросам изучения мимозовых во всех аспектах: экологии, палинологии, таксономии, биохимии, кариологии и т. д. В выпущенных бюллетенях, помимо списка адресов членов группы, приводятся основные публикации последних лет, посвященные мимозовым (с 1955 по 1970 г. — 231 назв. и с 1970 до середины 1975 г. — 430 назв.). Имеется информация о коллоквиумах, и дано краткое изложение представленных докладов. Во втором номере бюллетеня помещен список хромосомных чисел исследованных видов рода *Acacia*. Список составлен Ж. Вассалем по литературным данным и включает информацию о 125 видах.

В третьем номере опубликованы две небольшие заметки Т. Монода о галлах, поражающих разные виды *Acacia*; заметка К. Эванс и Е. Белл о свободных аминокислотах в семенах представителей этого рода и некролог, посвященный известному аргентинскому ботанику А. Буркарту, умершему в апреле 1975 г.

В официальном письме руководителей группы, приложенном к третьему номеру бюллетеня, сообщается о планируемой международной конференции, посвященной классификации порядка *Fabales*. Конференция будет проходить в Кью летом 1978 г.

---

[1] The Bean Bag. Current research on legumes. №№ 1, 2. Washington, Smithsonian Institution, 1975.

[2] Groupe international pour l'etude des *Mimosoideae* (International group for the study of *Mimosoideae*). Bull. № 1, 1973; Bull. № 2, 1974; Bull. № 3+Suppl., 1975. Toulouse Université Paul Sabatier.

Мне кажется, что интересная инициатива зарубежных ботаников, предложивших новую форму информации, может быть использована и нашими специалистами. Публикация относительно недорогих информационных писем, освещающих текущую работу систематиков на основе представляемых ими данных, крайне желательна и вполне оправдает сравнительно небольшие затраты труда и средств.

Химико-фармацевтический институт,
Ленинград.

Получено 14 X 1975.

ХРОНИКА

УДК (47+57) 006.3 : 551.312.2 : 581.14

ИТОГИ ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ «ГЕНЕЗИС И ДИНАМИКА БОЛОТ» (Москва, 22—26 декабря 1975 г.)

O. L. LISS, N. A. BEREZINA. THE RESULTS OF THE ALL-UNION CONFERENCE «GENESIS AND DYNAMICS OF MIRES». (MOSCOW, DECEMBER 22—26, 1975)

В нашей стране болота и заболоченные земли занимают огромные площади, исчисляемые десятками миллионов гектаров; поэтому проблемы мелиорации и рационального использования таких территорий имеют большое народнохозяйственное значение. Это отмечено в постановлениях партии и правительства, которые считают мелиорацию избыточно увлажненных земель одним из важнейших средств дальнейшего подъема сельскохозяйственного производства (пленумы ЦК КПСС — мартовский в 1965 г. и майский в 1966 г.; постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию мелиорации земель и их сельскохозяйственному освоению в 1971—1975 годах»). «Основные направления развития народного хозяйства СССР на 1976—1980 годы», утвержденные XXV съездом КПСС, предусматривают необходимость разработки научных основ рационального использования природных ресурсов, совершенствование методов прогнозирования влияния производства на окружающую среду и учета его возможных последствий при подготовке проектных решений. Учитывать возможные последствия изменений природной среды заболоченных территорий можно только на основе знания генезиса, динамики и тенденций развития болот.

Этим объясняется актуальность темы очередного Всесоюзного совещания болотоведов «Генезис и динамика болот», посвященного 70-летию со дня рождения Сергея Николаевича Тюремнова, которое было организовано кафедрой геоботаники биологического факультета Московского университета совместно с Всесоюзным ботаническим обществом и трестом «Геолторфразведка» Министерства геологии РСФСР. В совещании приняло участие 115 человек из 25 городов 7 союзных республик, представлявших 11 университетов, 18 институтов АН СССР и республиканских академий наук и Всесоюзную академию сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, 10 научно-исследовательских институтов, 2 педагогических института и 17 производственных организаций.

Всего заслушано 50 докладов, подразделяющихся по их тематике на 3 группы: 1) общие закономерности происхождения и развития болот, методические аспекты этой проблемы; 2) генезис и динамика болот различных регионов СССР; 3) влияние антропогенных факторов на развитие болот.

Роль С. Н. Тюремнова в разработке проблемы генезиса и развития болот была отражена в докладе **И. Ф. Ларгина.**

Докладчик отметил, что С. Н. Тюремнов проанализировал начальные стадии заболачивания; закономерности развития болот; физико-географические факторы, определяющие интенсивность и направленность болотообразовательных процессов в различных регионах СССР. Разработанная им генетическая классификация видов торфа является отражением теснейших взаимосвязей, существующих между развитием болот и изменением окружающей их природной среды.

Т. К. Юрковская изложила основные направления в изучении генезиса и динамики болот СССР. Идея изучения торфяника как развивающегося и растущего тела, раскрытая еще в работе В. В. Кудряшова (1929), нашла свое наиболее яркое выражение в разработанных Е. А. Галкиной (1946) генетических принципах классификации болотных массивов. И. Д. Богдановской-Гиенэф были созданы оригинальные представления о зарастании водоемов. Среди исследований, посвященных изучению процессов образования и развития болот путем заболачивания суходолов и зарастания водоемов, Юрковская отметила работы Н. И. Пьявченко; он пересмотрел прежние взгляды о заболачивании суши и связал динамику этих процессов с комплексом географических факторов, а также с практикой лесного хозяйства и лесомелиорации. В последние два десятилетия много внимания динамике растительного покрова болот уделяет В. В. Мазинг, проводящий их биогеоценологические исследования. Он рассматривает динамику популяций и сезонную динамику растительного сообщества болот, эндо- и экзодинамические смены на олиготрофных болотах. Мазинг предложил первую и пока единственную генетическую классификацию болотных систем (на примере болотных систем Эстонии). Он рассматривает с динамических позиций олиготрофные сфагновые болота среди материковых биоценологических систем как наиболее развитые в эволюционном отношении из всех ценозов северных умеренных широт.

В своем докладе на пленарном заседании Совещания **Н. И. Пьявченко** представил образование болот, динамику их растительного покрова и смену типов болот как закономерный процесс, обусловленный специфическим сочетанием и взаимодействием компонентов биогеоценоза при ведущей роли гидрологического режима. Решающим фактором в развитии болот является их увлажненность в ее качественном и количественном отношениях. Пьявченко не ограничивается анализом сущности естественных смен болотных биогеоценозов. Он рассматривает и случаи экзогенных смен болотных биогеоценозов под влиянием пожаров, развития эрозии и явлений новейшей тектоники.

В. В. Мазинг сделал доклад об изучении развития сфагновых болот. Эту проблему он связал с изучением лежащих в основе развития болот элементарных процессов. Структура болота представлена как совокупность сложных систем, состоящих из подсистем разных уровней, где в зависимости от уровня организации проявляется действие факторов как «внутренних», так и «внешних» (т. е. зависящих от системы более высокого ранга и от среды, являющейся внешней по отношению ко всем исследуемым системам). Анализируя элементарные процессы и их сущность, Мазинг отметил тесное взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов, важность изучения энергетического обмена между системой соответствующего объема и уровня с окружающей ее средой.

Ф. З. Глебов классифицировал происходящие на болотных массивах чередующиеся смены лесных и болотных биогеоценозов в зависимости от их протяженности и длительности. Он выделил гологенетические, локальные и циклические смены и подразделил их далее по действующим факторам.

М. С. Боч связала исследования процессов болото- и торфообразования с изучением закономерностей разложения растений. Изучая скорость разложения остатков болотных растений в разных природных зонах и болотах различных типов, она сделала вывод о решающем влиянии климатического фактора на интенсивность этого процесса. Этот вывод основан на парадоксальном факте: наиболее интенсивно разложение протекает в условиях холодного континентального климата (тундра), наименее — в условиях теплого, океанического. В значительной степени разложение зависит и от природы растений. Докладчик на фактическом материале показала независимость интенсивности разложения растительных остатков от глубины торфа: на поверхности оно протекает так же интенсивно, как и на глубине 75—100 см.

В связи с вопросом об интенсивности разложения растительных остатков интересно отметить выступление в прениях Л. С. Козловской. Она охарактеризовала роль Lumbricidae, Enchetreidae и панцирных клещей в этом процессе.

Е. А. Галкина показала, что для выяснения генезиса болотных массивов необходимо использовать показатели основных стратиграфических единиц, соответствующих определенным болотно-ландшафтным единицам: урочищу, системе, фации. При этом была подчеркнута необходимость достоверного установления генетических центров соответствующих территориальных единиц; в ином случае индикационные показатели ландшафтно-территориальных единиц отражают свойства и генезис только верхних слоев торфяных отложений, но не могут быть индикаторами строения залежи соответствующих частей болотных массивов.

В связи с тем, что роль геоморфологического фактора в болотоведении до сих пор остается дискуссионной, большое значение для решения этой проблемы имеют региональные исследования.

Ю. С. Тамошайтис рассмотрел влияние рельефа на образование и развитие болот Литвы. На этой основе он обсудил теоретические предпосылки влияния рельефа на образование болот при зарастании озер и заболачивании суши (рельеф определяет горизонтальное и вертикальное распределение болот, их конфигурацию, размеры). Автор справедливо отметил, что в регионах с сильно расчлененным рельефом именно в результате его развития формируется водно-минеральный режим и определяются особенности генезиса и развития болот.

Определяющая роль рельефа для начальных стадий заболачивания, его влияние на распространение болот различных типов были убедительно показаны в докладе **Н. И. Рубцова** на примере горных ландшафтов Юго-Западного Забайкалья.

Э. М. Пурвинас осветил значение экзо- и эндодинамических факторов в процессе торфонакопления. Для начальных стадий болотообразования решающее значение имеют происхождение и характер ложа болот, литологические и гидрологические свойства их ложа. Само же торфообразование, как отметил докладчик, зависит от взаимосвязанного комплекса экологических факторов. В дальнейшем в процессе торфонакопления и развития торфяного массива значительную роль играют эндодинамические факторы (в частности эндодинамический комплекс самой залежи, когда его образование происходит автономно). О влиянии на строение залежи внешней среды и эндодинамических факторов свидетельствует наличие ряда вариантов фускум-залежей.

Т. Г. Абрамова положила геоморфологический принцип в основу выделения отдельных групп болотных массивов Ленинградской области в зависимости от их генезиса и особенностей развития. По ее мнению, внешнее сходство (конвергенция) болотных массивов суходольного, очагового и озерного происхождения на современной стадии их развития еще не означает однотипности строения их торфяных залежей. Сходное развитие и сходную стратиграфию имеют торфяные массивы только одинакового генезиса.

М. А. Конойко уделила большое внимание геоморфологическому фактору развития болот. Морфологию их поверхности, характер ее уклонов в пределах одной климатической зоны она связала с размерами и конфигурацией болотных котловин, геологическим строением подстилающих залежь пород, формой болотных лож. Размеры болот влияют на степень проточности болотных вод и дифференциацию поверхности, на структуру их фитоценозов. Гидрогеологические и геоморфологические условия определяют и индикационные свойства растительного покрова. Эти выводы, показанные на обильном материале по белорусским болотам, отражают, несомненно, общие закономерности развития болот различных регионов СССР.

Доклад **А. Ф. Бачуриной** раскрыл закономерности смен растительного покрова и видов торфов в процессе формирования старорусловых болот Украины. Специфические черты генезиса, путей развития болот этого типа правомерно связала с особенностями их залегания в ложах древних речных русел.

В. И. Маковский на примере болотных урочищ озерного происхождения в Ильменском заповеднике выделил семь классов таких урочищ в зависимости от геоморфологических и гидрогеологических условий залегания торфа.

Остается дискуссионным вопрос о генезисе «пограничного горизонта». В докладе **М. Р. Григялите** и **А. А. Сейбутис** убедительно показано влияние ложа болот и климатических условий на характер пластов торфа, образовавшихся в суббореальное время. Засушливость климата в разных случаях оказала неодинаковое влияние на строение торфяных пластов, образовавшихся в этот период. Основная причина этого кроется в условиях залегания болотных массивов.

Определяющая роль ложа болот в происхождении и развитии их отдельных комплексов была освещена и в докладе **К. И. Брундзы.**

Для практиков-болотоведов большой интерес представляет проблема индикационной роли растительного покрова болот для выявления особенностей их стратиграфии. В этом отношении интересны данные, полученные **М. С. Боч** и **В. И. Василевичем** в результате статистического анализа связи растительности болот с отложенным ею торфом. Вывод авторов о слабой связи современного флористического состава мозаичных микрогруппировок с ботаническим и химическим составом подстилающих их слоев торфа, несомненно, относится лишь к определенной, относительно кратковременной стадии существования болот. Эти материалы подтверждают положение, что между ботаническим составом торфов и флористическим составом образующих их фитоценозов имеется корреляция лишь тогда, когда фитоценозы являются длительно существующими образованиями, а не временными и случайными.

А. П. Сокол и **А. Н. Свентиховская** рассмотрели влияние водно-минерального режима болот на химический состав торфа и содержание микроэлементов в торфяных залежах.

Сравнивая химический состав верхних слоев торфа олиготрофных и мезотрофных залежей, **А. П. Сокол** выявил закономерности изменения химического состава торфа в зависимости от изменения водно-минерального питания болот. **А. Н. Свентиховская** привела данные о содержании микроэлементов в растениях-торфообразователях в торфяных залежах и видах торфа различных типов. Она выявила также закономерности их размещения по разным глубинам залежей.

Высказываясь по поводу докладов Сокола и Свентиховской, **В. Д. Лопатин** справедливо отметил целесообразность выражения химических показателей не на единицу веса, а на единицу объема. Это связано с тем, что объемный вес торфов сильно варьирует (от 0.08 до 0.4, т. е. может меняться в 5 раз, а по сравнению с минеральными почвами их объемный вес может быть в 15—20 раз меньше). Поэтому цифры, показывающие содержание тех или иных минеральных элементов или химических соединений, получаются искаженными и резко преувеличенными. Для корней растений и почвенных организмов важна концентрация пищи и воды в единице объема, а не веса. При расчете же содержания элементов на единицу объема есть возможность сравнивать различные виды торфа, правильно обобщать данные химических анализов и использовать общепринятые придержки.

Справедливо также замечание Лопатина, относящееся ко многим докладам на Совещании, о неправильном использовании таких имеющих относительное значение терминов, как «избыточное» увлажнение и «переувлажнение». Он предложил заменить термин «избыточное» увлажнение на «обильное» во всех работах. Хотя оба термина одинаково неопределенны, но над вторым не довлеет представление об обязательной вредности такого увлажнения, что приводит иногда к неправильной интерпретации результатов исследований. Лопатин разработал классификацию типов режимов влажности на болотах.

Х. Х. Алликвээ на основе изучения развития болот Эстонии сделала вывод о существовании смешанного переходного типа залежи.

Особенности образования и развития болот Карелии в голоцене были освещены в докладе **Н. И. Пьявченко, Г. А. Елиной, В. Н. Чачхиани.** Авторы отметили неодновременность начала развития болотообразовательных процессов на территории Карелии, колебания их интенсивности в отдельные периоды голоцена. Т. К. Юрковская раскрыла динамику растительного покрова некоторых приозерных болот Карелии.

О. Л. Кузнецов, В. К. Антипин, В. А. Коломыцев показали особенности формирования болот в расчлененных формах рельефа северо-запада Карелии. Здесь природные условия привели к широкому распространению «висячих» болот наряду с аапа-болотами.

В докладе **В. В. Гороховой** рассмотрены особенности развития болотных массивов сточных котловин краевой зоны оледенения (на примере болота Сарское).

Р. Н. Горлова на примере истории развития озера Нарское Московской области охарактеризовала динамику болотных фитоценозов котловин конечно-моренной гряды.

Г. И. Пешкова показала особенности динамики растительного покрова болот северо-запада Калужской области.

Е. М. Брадис, Т. Л. Андриенко, Е. И. Прядко на примере болот Украинского Полесья рассмотрели общие закономерности перехода евтрофной стадии развития болот в мезотрофную: постепенное обеднение фитоценозов, уменьшение количества евтрофных видов и снижение жизненности тех из них, которые сохраняются. Докладчики составили экологический ряд видов мхов и цветковых растений по отношению к трофности и кислотности среды. Отмеченные ими процессы сопоставимы с аналогичными процессами, наблюдаемыми в других регионах.

Доклад **К. Ф. Хмелева** был посвящен динамике растительного покрова болот Центрального Черноземья. Он отметил четыре типа изменений: сезонные, флюктуационные, сукцессионные и вызванные антропогенными воздействиями. Хмелев показал закономерности сезонного изменения болотных фитоценозов. Он связал характер их флюктуационных изменений с экологическими условиями, а сукцессионных изменений — с геоморфологическими условиями.

Вопросам генезиса и развития болот севера Западной Сибири посвящены доклады В. В. Крючкова, А. А. Прейса, Н. Г. Москаленко.

В. В. Крючков осветил огромную роль болот в тундрах; они определяют гидрологический и температурный режимы окружающей среды. Докладчик рассмотрел также механизм формирования бугристых болот.

А. А. Прейс охарактеризовал генезис и динамику бугристых и аапа-болот бассейна р. Хантайки. В развитии бугристых болот он выделил пять стадий и сделал вывод о разновременности возникновения бугристых комплексов и продолжении этого процесса в настоящее время.

Н. Г. Москаленко рассмотрела изменения фитоценозов на бугристых торфяниках в зависимости от экологических условий.

В докладе **О. Л. Лисс, Н. А. Березиной, А. В. Предтеченского и Е. И. Скобеевой** были освещены возраст, генезис и динамика болот центральной части Западно-Сибирской равнины, включающей лесную и лесостепную зоны; рассмотрены зональные и геоморфологические особенности, обусловившие развитие болот этой территории; отмечена тенденция к олиготрофизации, характерная для болот Западной Сибири. Особое внимание было уделено анализу физико-географических факторов, определяющих специфику развития различных типов болот на этой территории.

Ю. А. Львов раскрыл специфику болотообразовательных процессов в ложбинах древнего стока правобережья р. Оби. Здесь тенденции развития болот обусловлены морфогенезом дна ложбин.

В. И. Орлов рассмотрел развитие болот в северных районах Западно-Сибирской равнины в связи с взаимодействием процессов аккумуляции и денудации в этой зоне. По особенностям развития зональные типы болот с их региональными морфогенетическими признаками он подразделил на две группы. К первой относятся болота, развитие которых характеризуется преобладанием процессов аккумуляции; ко второй — болота с преобладанием процессов денудации, приводящих к деградации и уничтожению болот.

И. Г. Ляхова в своих исследованиях восполнила пробел в изучении генезиса и динамики болот Иркутской области. Она отметила региональную особенность развития болот этой территории — длительное пребывание их в евтрофной стадии.

В докладе **Ю. С. Прозорова** были рассмотрены экзо- и эндодинамические смены болот в Приамурье и современное развитие болотообразовательных процессов. Он показал особенности заболачивания равнин и низменностей Приамурья в связи с изменением климата и базиса эрозии в голоцене.

В прениях **Н. А. Березина** обратила внимание на то, что, по Прозорову, микрорельеф трансформирует среду и при изменении условий меняется не болото, а соотношение форм микрорельефа. Сопоставление этого вывода с наблюдениями М. А. Конойко (1964) над болотами Белоруссии, с исследованиями Ю. А. Львова о западносибирских болотах, а также изучение взаимоотношений форм микрорельефа в западносибирских болотах (Березина, Куликова, Лисс, 1973) позволяют рассматривать это явление как свойственное всем регионам. Лабильность микрорельефа, реагирующего на изменение характера увлажнения, является несомненно гомеостатическим механизмом, сохраняющим относительное постоянство болотной системы.

Устойчивости экосистем верховых болот был посвящен доклад **Л. Я. Смоляницкого**. Верховое болото он рассматривает как сочетание двух компонентов — воды, образующей подвешенный водоем, и органического вещества; последнее имеет основное значение в поддержании гомеостаза болотных экосистем.

В докладе **М. Н. Кокиной и И. Ф. Савченко** были показаны особенности развития болот бассейна среднего течения р. Зеи. Они связали типологическое разнообразие болот и особенности их размещения с геоморфологическими особенностями и условиями формирования поверхностного стока.

Сотрудники треста «Геолторфразведка» **А. Ф. Нагайцева, Л. А. Оспенникова, А. В. Предтеченский и Е. И. Скобеева** представили интересный материал по генезису и развитию болот о. Сахалина.

Большого внимания заслуживают доклады, посвященные развитию болот в связи со все усиливающимся антропогенным воздействием: развитие болотных массивов и отдельных участков под влиянием осушения (**А. А. Аболинь, И. Д. Юркевич, Л. П. Смоляк, И. М. Григора, А. А. Корепанов, Н. А. Дружинин, Г. М. Пятин**), пирогенных воздействий (**Л. С. Балашов, Н. А. Парахонская**), затопления водами водохранилищ (**В. П. Денисенков**).

Доклад **А. В. Лебедевой** был посвящен влиянию осушения на анатомо-морфологическую структуру и динамику накопления аскорбиновой кислоты у некоторых болотных кустарничков.

В настоящее время особенно актуален вопрос об охране болот в связи с их большим значением в природе. Болота имеют водоохранное и санитарно-гигиеническое значение, это — ягодные плантации и места произрастания ценных лекарственных растений, среда обитания многих ценных животных; поэтому **М. А. Шапошников** с полным основанием поставил вопрос об охране болот в связи с вовлечением их в хозяйственную деятельность (в частности при застройке территорий, занятых болотами). Докладчик осветил гидрологическое значение болот как областей питания и регуляторов стока рек. Он подчеркнул, что указанные природные функции болот прекращаются при технической мелиорации торфяных толщ в процессе строительства разных объектов на болотах. Он предложил ввести в практику проектирования строительства различных объектов на болотах обязательное прогнозирование последствий осушения болот и разработку мероприятий, не допускающих обмеления малых рек и истощения источников пресной воды.

Интересны положения, высказанные **К. И. Эрингисом** и **Т. Т. Бумблаускисом** об охране олиготрофных болот Литвы в условиях техногенеза. Они предложили систему гидротехнических мероприятий, разработанную на экологической основе, для выбора наиболее правильных решений с целью сочетания преобразования болотной среды с ее охраной.

Многие доклады вызвали оживленную дискуссию. Выступления в прениях касались вопросов терминологии по болотоведению, охраны и рационального использования болот, заключительных стадий развития болот в разных условиях и т. д.

Таким образом, основным содержанием и итогом работы данного Совещания является анализ генезиса и динамики болот, т. е. теоретической основы разнообразных направлений их изучения. Исследование особенностей генезиса и динамики болот в разных регионах Советского Союза позволило выявить наиболее общие закономерности развития болот независимо от их географической приуроченности.

Совещание показало целесообразность биогеоценологического подхода, перспективность системного анализа при изучении болот, а также необходимость выработки критериев оценки хозяйственной, экологической, научной и эстетической ценности разных болот, их водоохранного значения, а также необходимость разработки способов их охраны как важного компонента природной среды и прогнозирования изменений в условиях все возрастающей хозяйственной деятельности человека.

РЕЗОЛЮЦИЯ ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ «ГЕНЕЗИС И ДИНАМИКА БОЛОТ» (МОСКВА, 22—26 ДЕКАБРЯ 1975 г.)

Во Всесоюзном совещании «Генезис и динамика болот», посвященном памяти С. Н. Тюремнова, приняло участие 115 человек из 25 городов 7 союзных республик, представлявших 11 университетов, 18 институтов Академии наук СССР, в том числе республиканских академий наук и ВАСХНИЛ, 10 научно-исследовательских институтов, 2 педагогических института и 17 производственных организаций.

Всего было заслушано 50 докладов, посвященных динамике и генезису болот, влиянию антропогенных воздействий на развитие болот различных регионов СССР.

Заслушав и обсудив доклады и выступления по вопросам генезиса и динамики болот, Совещание отмечает:

В современную эпоху развития народного хозяйства, особенно сельского хозяйства нечерноземной зоны, освоения Западной Сибири и других районов, очень большое значение приобретают проблемы осушения, освоения, использования болот и заболоченных земель, вопросы охраны природы. Рациональное использование и мелиорация болот и заболоченных площадей предусмотрены постановлениями партии и правительства. Для решения этих вопросов большое значение имеет познание генезиса и развития болот. Знание закономерностей и тенденций развития болот, понимание их ландшафтного значения являются основой для практических рекомендаций по их использованию.

Возрастающий объем инженерно-строительных работ на болотах требует от болотоведов разработки совместно с инженерами строительной классификации болот. Но прежде чем приступить к составлению такой классификации необходимо разработать научно обоснованную классификацию болотных массивов в целом. В связи с этим следует направить дальнейшие усилия болотоведов на решение вопросов, связанных с познанием изменения природы болот под влиянием хозяйственных воздействий.

Изложенные в докладах материалы и новые теоретические положения (представляющие дальнейшую разработку идей С. Н. Тюремнова) вносят существенный вклад в изучение болот.

Совещание постановляет:

1. Считать целесообразным продолжать углубленное изучение генезиса и динамики болот с учетом необходимости разработки прогнозов их дальнейшего естественного развития, в частности в результате антропогенных воздействий, а также разработать биологические основы рационального осушения и использования болот.

2. Считать необходимым разработать научно обоснованную классификацию болотных массивов в целом, установив объективные признаки опознавания (идентификации) болотных массивов и участков, закономерно их слагающих, а также охарактеризовать их отражение на аэрофотоснимках.

3. Обратить внимание болотоведов на более полное использование дистанционных методов изучения поверхности Земли и применение их в болотоведении.

4. Для целей унификации терминов, употребляемых в болотоведении, возобновить работу комиссии по терминологии при секции болотоведения ВБО.

5. Просить инженеров разного профиля, имеющих дело с болотами, сформулировать свои требования в зависимости от направления строительства на болотах, а также с учетом объективных характеристик болотных таксономических единиц разных рангов.

6. Рекомендовать болотоведам и специалистам-гидромелиораторам изучать отрицательный и положительный опыты последствий осушения болот различными типами дренажей, при различном использовании осушенных территорий, разной степени влияния осушения на различные составляющие природной среды в разных регионах для последующего обобщения и использования в практике.

7. Просить Министерство высшего и среднего специального образования СССР включить преподавание курса болотоведения в программы сельскохозяйственных вузов и техникумов.

8. В целях осуществления мер по охране болот просить Совет Министров СССР принять решение об организации сети охраняемых болот, о создании защитных полос вокруг болот и озер, представляющих в естественном состоянии хозяйственную, научную и учебно-познавательную ценность.

9. В связи с тем что Центральное Черноземье находится в зоне недостаточного увлажнения и болота являются естественными разервами пресной воды, а также редкой флоры и растительности просить Центральный совет по охране природы более тщательно рассматривать проекты, связанные с мелиорацией болот этих территорий.

10. В связи с перспективой быстрого освоения природных богатств крайне заболоченной территории Западной Сибири необходимо усиление в этом регионе научно-исследовательских работ путем создания новых стационаров и углубления исследований на старых. В связи с этим целесообразно преобразовать болотоведческую группу на кафедре геоботаники биологического факультета МГУ в лабораторию болотоведения, основной задачей которой считать разработку вопросов биогеоценологии болот, принципиальных направлений в охране болот и влияния их эксплуатации на окружающую среду.

11. Просить Московский университет издать сборник докладов Всесоюзного совещания «Генезис и динамика болот».

12. Просить Академию наук БССР организовать в 1978 г. в Минске очередное Всесоюзное Совещание по вопросам болотоведения на тему «Значение болот в природе, их использование и охрана».

13. Выразить благодарность организаторам настоящего Совещания — сотрудникам кафедры геоботаники МГУ, руководителям секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества и коллективу треста «Геолторфразведка» Министерства геологии РСФСР, обеспечившим его подготовку и проведение.

О. Л. Лисс, Н. А. Березина.

Московский государственный университет.

Получено 16 IV 1976.

Vol. LXII *№ 2*

February, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

M. A. Plisko. The ultrastructure of synergids in *Calendula officinalis* L. during the initial period of their development (before the pollen tube entering the embryo sac) 161

M. Th. Danilova, E. M. Barmicheva. On the possible participation of endoplasmic reticulum in cell wall formation of growing root hair of *Trianea bogotensis* Karst. (*Hydrocharitaceae*) 173

L. A. Filippova, N. S. Mamushina, E. K. Zubkova. On the influence of accumulation of assimilates on photosynthesis in *Chlorella* cells 179

I. D. Sokolov, A. M. Bondarenko, A. P. Petrov. Orientation of the figures of divisions and nuclear movements at the free-nuclear stage of the nuclear type endosperm development 185

Proposals for a standartization of Diatom terminology and diagnoses 192

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 214

K. A. Nekrasova, E. A. Busygina. Some corrections to the method of quantitative account of soil algae. (214). — **L. G. Biazrov, I. E. Starostina.** The indirect method for determination of epilithic lichen mass. (222).

NEW TAXA 226

G. A. Peshkova. Three new species of the family *Asteraceae* (*Compositae*) from Central Siberia. (226).

REPORTS 229

P. G. Zhukova, A. A. Korobkov, A. D. Tikhonova. Chromosome numbers of some plant species in the Eastern Arctic Yakutia. (229). — **V. N. Kosenko.** Comparative karyological study of three genera of the family *Berberidaceae* (*Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium*). (235). — **A. P. Sokolovskaya, N. S. Probatova.** On the least chromosome number ($2n=4$) in *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*). (241). — **O. V. Zhurba.** Contribution to the list of flora of Mongolian People's Republic. (245). — **I. S. Safarov.** The new habitat of the ironwood *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (family *Hamamelidaceae* Lindl.) on the Great Caucasus. (248).

SURVEYS OF ARTICLES 251

K. Zarzycki. Modern directions of geobotanical studies in Poland. (251). — **E. B. Matienko, V. F. Mashansky, B. T. Matienko.** Concentric membraneous structures of plant cells. Spatial organization and morphological nature. (267).

LOSSES OF SCIENCE 278

F. Kh. Bakhteev. Akim Kuzmich Efeikin. (11 IX 1902—8 I 1974). (278).

ANNIVERSARIES 282

D. V. Lebedev, P. D. Sokolov. Aleksandr Aleksandrovich Fyodorov. (Towards the 70th birthday and 50 years of scientific activity). (282).

REVIEWS 286

B. M. Mirkin. *H. H. Trass.* Geobotany. History and modern trends of development. (283). — **B. M. Mirkin.** (A review). Biological resources and natural conditions of the Mongolian People's Republic. Vol. VIII. The structure and dynamics of main ecosystems in M.P.R. 1976. (290). — **B. M. Mirkin.** (A review). Some aspects of botanical research in the Estonian S.S.R. 1975. (293). — **B. M. Mirkin, G. S. Rozenberg.** *D. Mueller-Dombois, H. Ellenberg.* Aims and methods of vegetation ecology. 1974. (296). — **G. P. Yakovlev.** (A review). New informational editions on the plants of the order *Fabales*. (300).

CHRONICLE 303

O. L. Liss, N. A. Berezina. The results of the All-Union conference «Genesis and dynamics of mires». (Moscow, December 22—26, 1975). (303).

К ст. М. А. Плиско, стр. 164

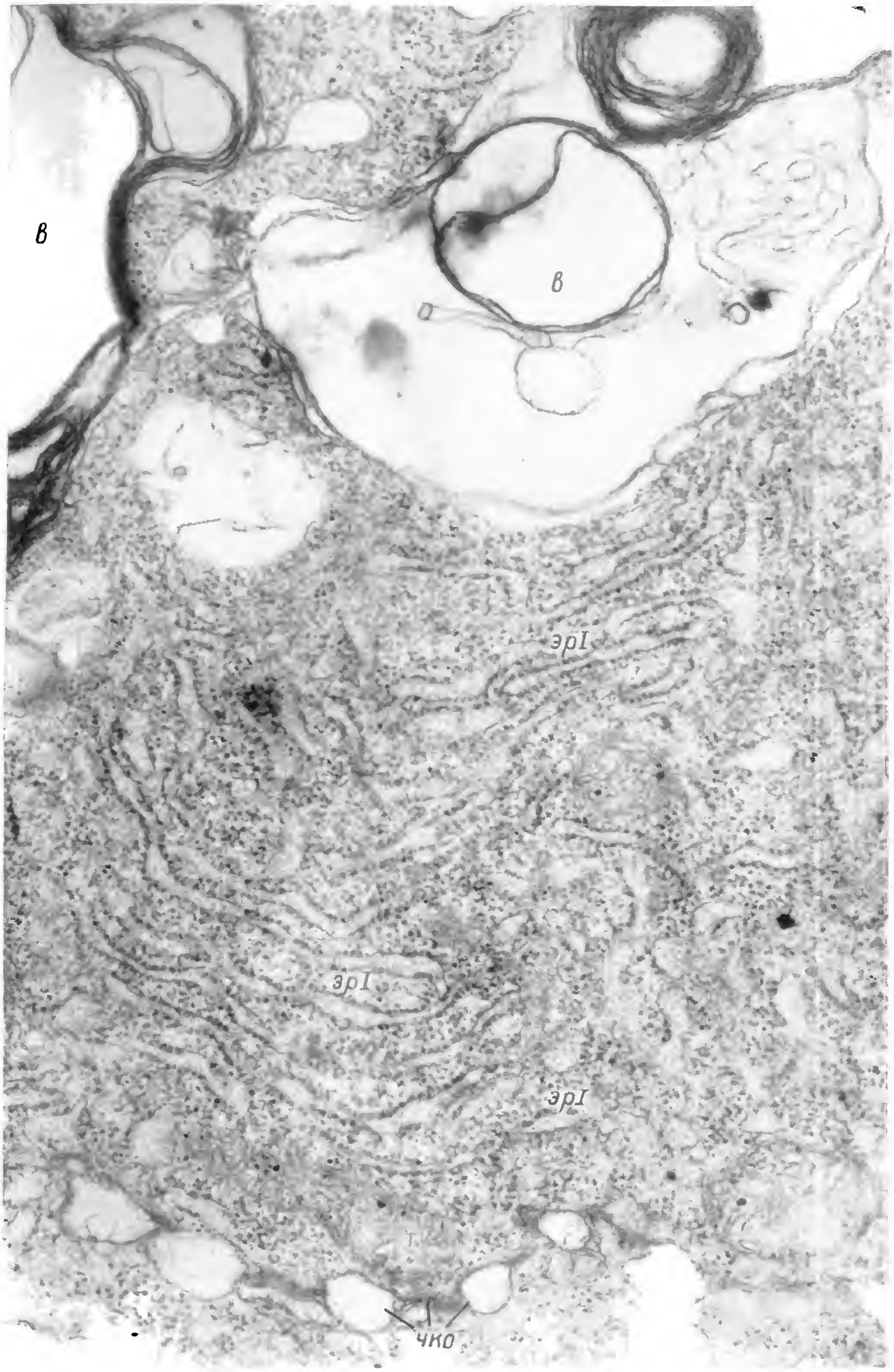


Таблица I

Фрагмент апикальной части синергиды на границе с центральной клеткой в зародышевом мешке сразу после слияния полярных ядер. Глутаральдегид, эпон, увел. 35 000.

в — вакуоля, *чко* — четковидная клеточная оболочка, *эрI* — эргастоплазма и мешковидные профили.

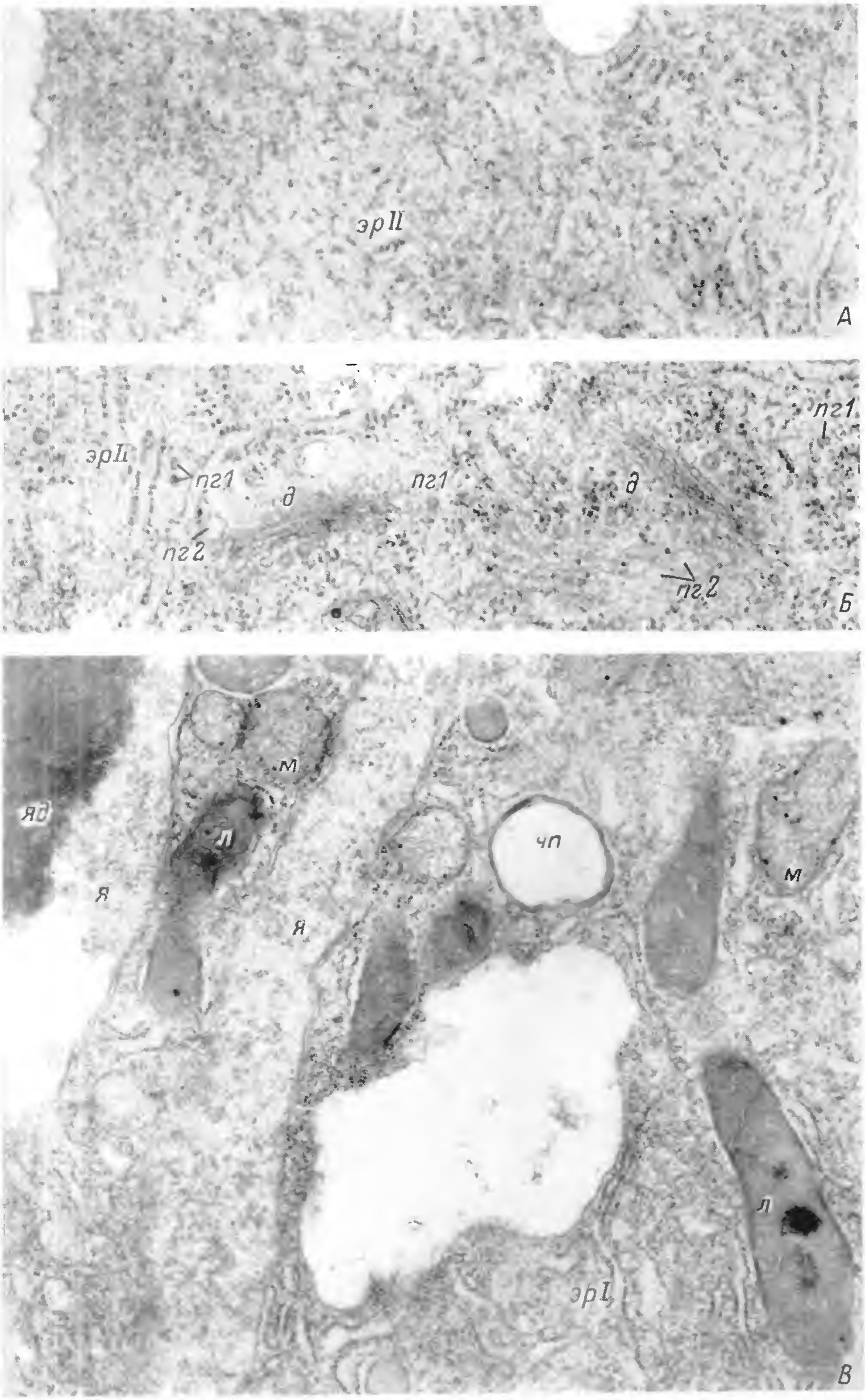


Таблица II

Фрагменты синергид в зародышевом мешке сразу после слияния полярных ядер. Глутаральдегид, эпон.

А — короткие извилистые профили ретикулума в микропилярной части синергиды (до выемок), увел. 30 000; *Б* — диктиосомы и пузырьки Гольджи в микропилярной части синергиды (над ядром); увел. 39 000; *В* — участок цитоплазмы около ядра; увел. 23 000.

д — диктиосома, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *пг1* и *пг2* — пузырьки Гольджи, *чп* — чашевидная пластида, *эрII* — короткие извилистые профили ретикулума, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

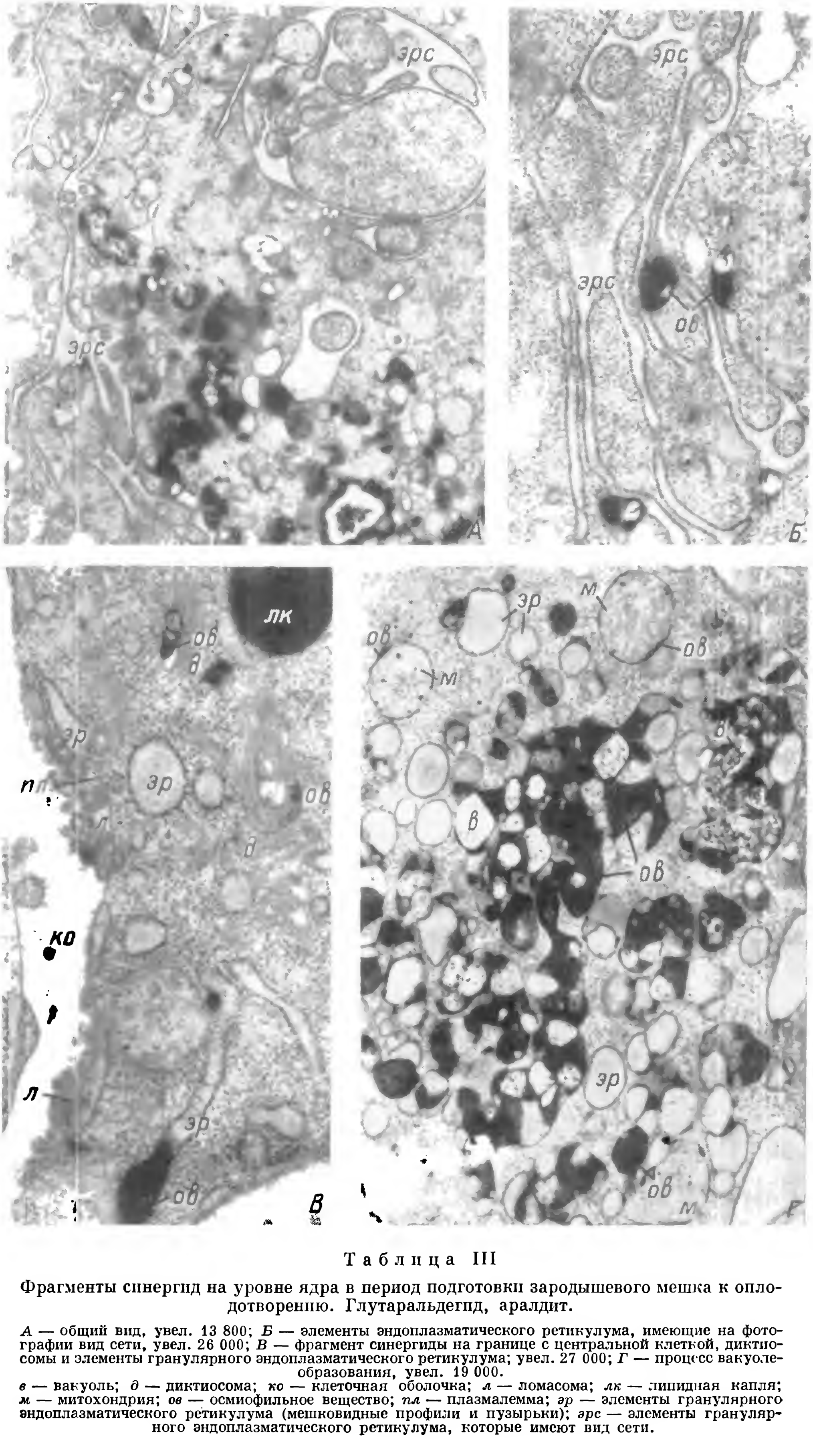


Таблица III

Фрагменты синергид на уровне ядра в период подготовки зародышевого мешка к оплодотворению. Глутаральдегид, аралдит.

А — общий вид, увел. 13 800; *Б* — элементы эндоплазматического ретикулума, имеющие на фотографии вид сети, увел. 26 000; *В* — фрагмент синергиды на границе с центральной клеткой, диктиосомы и элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума; увел. 27 000; *Г* — процесс вакуолеобразования, увел. 19 000.

в — вакуоль; *д* — диктиосома; *ко* — клеточная оболочка; *л* — ломасома; *лк* — липидная капля; *м* — митохондрия; *ов* — осмиофильное вещество; *пл* — плазмалемма; *эр* — элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума (мешковидные профили и пузырьки); *эрс* — элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума, которые имеют вид сети.

К ст. М. А. Плиско, стр. 167

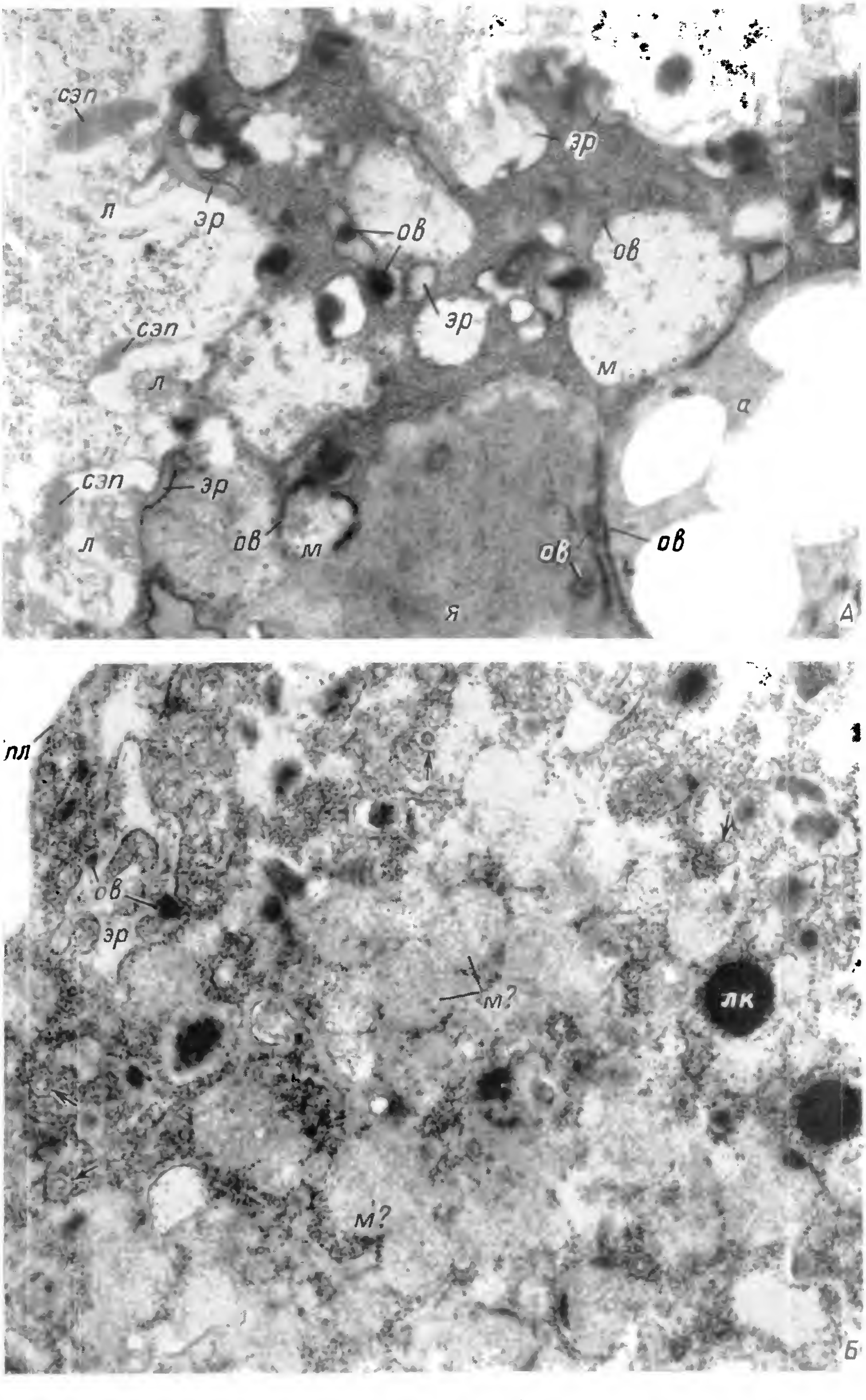


Таблица IV

Фрагменты синергид на уровне ядра на границе с центральной клеткой (слева) перед вхождением пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Глутаральдегид, эпон.

А — фрагмент синергиды, выделяющей плотную гомогенную энхилему эндоплазматического ретикулума в экстрацитоплазматическое пространство, увел. 25 000; *Б* — фрагмент другой сестринской синергиды. Стрелками обозначены органеллы, которые на фотографии имеют вид кольца; увел. 29 000.

а — амилопласт, *л* — ломасома, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *м?* — митохондрия?, *ов* — осмиофильное вещество, *пл* — плазмалемма, *сэп* — секрет в экстрацитоплазматическом пространстве, *эр* — элемент эндоплазматического ретикулума (мешковидные профили), *я* — ядро.

К ст. И. Д. Соколова, А. М. Бондаренко, А. П. Петрова, стр. 186

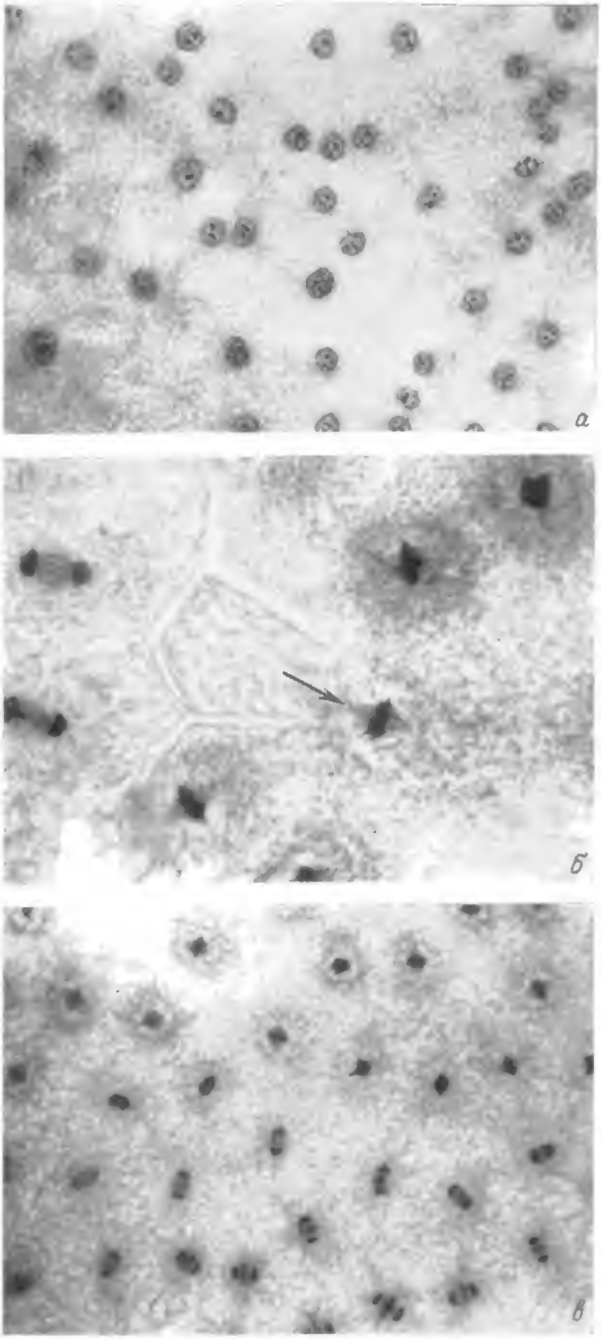
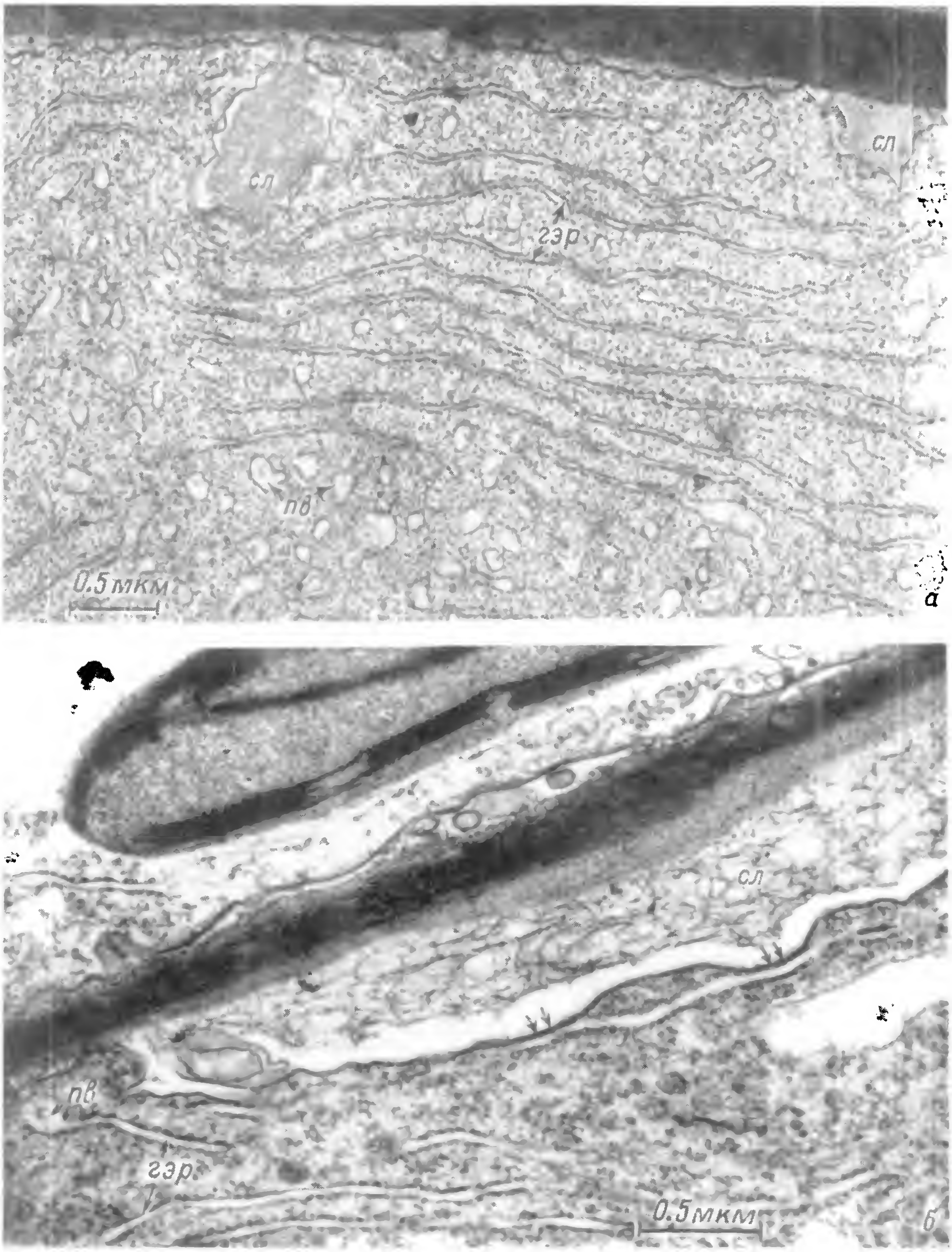


Таблица II

Расположение интерфазных ядер и фигур деления в средней части эндосперма *Iris pseudacorus* L. (гематоксилин Эрлиха).

а — неравномерное распределение ядер; *б*, *в* — фрагменты волн делений (стрелкой показано перемещение ядра); *а*, *в* — ×180; *б* — ×480.

К ст. М. Ф. Даниловой, Е. М. Бармичевой, стр. 175



Формирование пузыревидных вместилищ эндоплазматического ретикулума (*а*) и контакты эндоплазматического ретикулума и плазмалеммы в области секреторных лунок (*б*).

гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *пв* — пузыревидные вместилища эндоплазматического ретикулума, *сл* — секреторная лунка.

Двойными стрелками обозначены места контакта элементов эндоплазматического ретикулума и плазмалеммы.

К ст. И. Д. Соколова, А. М. Бондаренко, А. П. Петрова, стр. 186

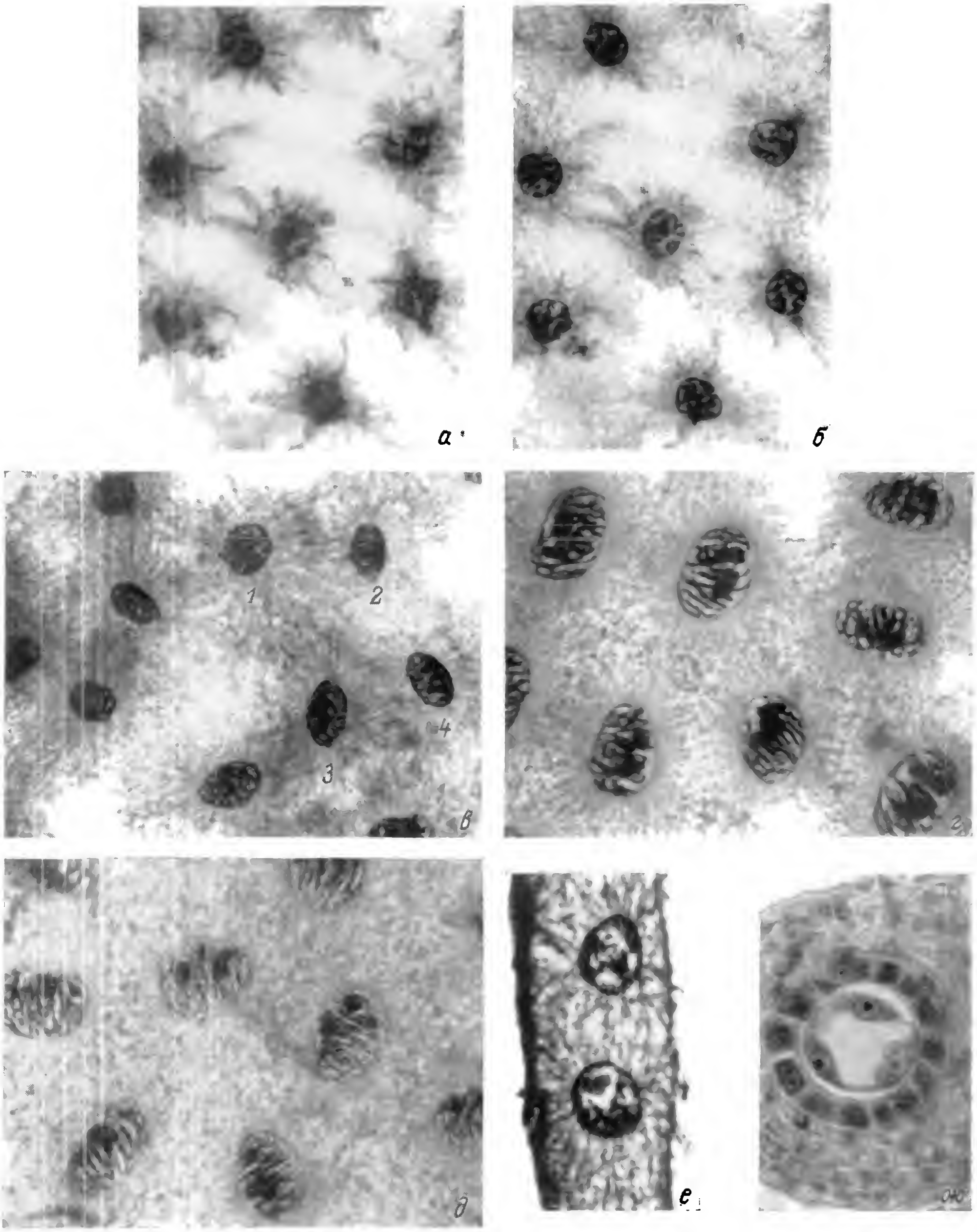


Таблица I

Расположение и движение ядер эндосперма *Iris pumila* L. (*а—е*) и *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*ж*).

а, *б* — фрагмент средней части эндосперма при различной фокусировке (*а* — фокусировка на верхушки цитоплазматических скоплений, обращенных в сторону центральной вакуоли; *б* — фокусировка на ядра); *в* — позднетелофатические ядра в субхалазальной части (цифрами *1*, *2* и *3*, *4* обозначены сестринские ядра); *г* — профатические ядра в субхалазальной части; *д* — профатические ядра в средней части; *е* — поперечный срез субхалазальной части; *ж* — поперечный срез эндосперма в его средней части и покровов развивающегося семени, видна центральная вакуоля с тремя цитоплазматическими скоплениями, в которых располагаются ядра.

а—д — гематоксилин Эрлиха, *е* — реакция Шик с подкраской гематоксилином Эрлиха, *ж* — реакция Фёльгена с подкраской эритрозином; *а—д* — ×480; *е*, *ж* — ×710.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

М. А. Плиско. Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* L. в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) 161

М. Ф. Данилова, Е. М. Бармичева. О возможном участии эндоплазматического ретикулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (Сем. *Hydrocharitaceae*) 173

Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова. О влиянии накопления ассимилятов на фотосинтез у клеток хлореллы 179

И. Д. Соколов, А. М. Бондаренко, А. П. Петров. Ориентация фигур деления и движение ядер на свободноядерной стадии развития эндосперма нуклеарного типа 185

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям 192

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 214

К. А. Некрасова, Е. А. Бусыгина. Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей. (214). — **Л. Г. Бязров, И. Е. Старостина.** Косвенный метод определения массы эпилитных лишайников. (222).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 226

Г. А. Пешкова. Три новых вида семейства астровых (сложноцветных) из Центральной Сибири. (226).

СООБЩЕНИЯ 229

П. Г. Жукова, А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. (229). — **В. Н. Косенко.** Сравнительно-кариологическое изучение трех родов сем. *Berberidaceae* (*Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium*). (235). — **А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова.** О наименьшем числе хромосом ($2n=4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*). (241). — **О. В. Журба.** Дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики. (245). — **И. С. Сафаров.** Новое местонахождение железного дерева *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (сем. *Hamamelidaceae* Lindl.) на Большом Кавказе. (248).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 251

Казимеж Зажицкий. Современные направления геоботанических исследований в Польше. (251). — **Е. Б. Матиенко, В. Ф. Машанский, Б. Т. Матиенко.** Концентрические мембранные структуры клеток растений. Пространственная организация и морфологическая природа. (267).

ПОТЕРИ НАУКИ 278

Ф. Х. Бахтеев. Аким Кузьмич Ефейкин. (11 IX 1902—8 I 1974). (278).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 282

Д. В. Лебедев, П. Д. Соколов. Александр Александрович Федоров. (К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности). (282).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 286

Б. М. Миркин. *Х. Х. Трасс.* Геоботаника. История и современные тенденции развития. (286). — **Б. М. Миркин.** (Рецензия). Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. VIII. Структура и динамика основных экосистем МНР. 1976. (290). — **Б. М. Миркин.** (Рецензия). Аспекты ботанических исследований в Эстонской ССР. 1975. (293). — **Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.** *Д. Мюллер-Домбойс, Х. Элленберг.* Цели и методы экологии растительности. 1974. (296). — **Г. П. Яковлев.** (Рецензия). Новые информационные издания по растениям порядка бобовых (*Fabales*). (300).

ХРОНИКА 303

О. Л. Лисс, Н. А. Березина. Итоги Всесоюзного совещания «Генезис и динамика болот». (Москва, 22—26 декабря 1975 г.). (303).

1 р. 50 к.

Индекс
70056